



universität
wien

DIPLOMARBEIT

Einfluss erhöhter Temperatur auf das Wachstum von Tundrapflanzen

angestrebter akademischer Grad

Magistra der Naturwissenschaften (Mag. rer. nat.)

Verfasserin:	Maria Antonia Niel
Matrikel-Nummer:	0003616
Studienrichtung:	Ökologie
Betreuer:	Ao. Univ.-Prof. Dr. Andreas Richter

Wien, am 28.10.2008

Einst flog ein Rabe über die Erde. Von Zeit zu Zeit verlangsamte er seinen Flug und entleerte sich. Dort, wo das Feste hinfiel, entstand Festland, wo das Flüssige hinfiel, bildeten sich Flüsse und Seen und ganz zum Schluss winzige Teiche und Bäche. Und manchmal geschah es, dass sich die Ausscheidungen des Erstvogels vermischten, dort entstanden die Tundrasümpfe.

Ausschnitt aus „Die Erschaffung der Erde, des Himmels, der Wasser und des Menschen“ aus der Tschuktschen Saga nach Juri Rytchëu.



Inhaltsverzeichnis

Einleitung

Arktische Ökosysteme im Klimawandel: Pflanzliche Biomasse und Vegetation von Tundra-Gebieten.....	9
Fragestellung	15
Literatur	18

Manuscript

“The Effect of Increased Temperature on the Growth of Tundra Plants”

Abstract	25
Introduction	26
Material and Methods	29
Results	33
Discussion	36
References	39
Tables	43
Figure Legends	47
Figures	48

Zusammenfassung	55
------------------------------	----

Anhang	57
---------------------	----

Danksagung	66
-------------------------	----

Curriculum Vitae	67
-------------------------------	----

Arktische Ökosysteme im Klimawandel: Pflanzliche Biomasse und Vegetation von Tundra-Gebieten

Die Tundra und die Arktis im Allgemeinen, sind biogeochemisch wichtige Ökosysteme, welche immer öfter im Zusammenhang mit Klimawandel, im Besonderen im Zusammenhang mit Klimaerwärmung, genannt werden. Grund dafür sind Prognosen welche für die Gebiete nördlicher Breiten Erwärmungen weit über dem globalen Durchschnitt vorhersagen (IPCC, 2007).

Das Zonobiom der Tundren und polaren Wüsten ist circumpolar und an beiden Polen anzutreffen. Im Gegensatz zur Südhalbkugel, wo Festland erst südlich des 70. Breitengrades anzutreffen ist, besitzt dieses Zonobiom seine größte Ausdehnung nördlich des Äquators, zwischen dem 60. und 70. Breitengrad. Polwärts wird die Arktis nach Chernov und Matveyeva (1979) in südliche, typische und arktische Tundra sowie in arktische Kältewüsten unterteilt. Die Südgrenze der Arktis wird mit der borealen Waldgrenze angegeben, die aber eher einer Waldauflösungsgrenze entspricht (Grabherr 1997) und ungefähr mit der 10-12°C Juli-Isotherme einhergeht (Chernov and Matveyeva, 1997; Walker et al., 2002).

Die Bezeichnung „Tundra“ stammt vom finnischen Wort „*tunturi*“, bedeutet nichts anderes als „*baumlose Ebene*“ und gibt Hinweis auf das größte optische Merkmal dieser Ökosysteme - den verhinderten Baumwuchs. Dies ist nicht verwunderlich, zeichnet sich doch das Tundrabiom zu aller erst durch seine tiefen Temperaturen aus. Durch die tiefen Temperaturen ist der Boden ganzjährig gefroren. Dieser Permafrost taut nur in den Sommermonaten oberflächlich auf und lässt somit nur eine sehr kurze Vegetationsperiode zu. Dies führt zu einer eher simplen Vegetationsstruktur (die Baumschicht fehlt zur Gänze), und erlaubt nur Wuchs niedriger Pflanzenarten. Regelmäßige Tau- und Gefrierprozesse und die geringe Niederschlagsmenge stellen eine weitere Herausforderung an jegliches arktische Leben dar. Geringe Niederschlagsraten bedeuten jedoch nicht unmittelbar Wassermangel, da Permafrost oberflächlich auftaut und sich in schlecht drainierten Gebieten sogar Staunässe bildet.

Durch die tiefen Temperaturen und die hohe Feuchtigkeit in den Tundraböden ist der Abbau von organischem Material nur bedingt möglich. Daher konnten die Tundraböden über

Tausende von Jahren als riesige Kohlenstoffsenken fungieren. Die tief gefrorenen Permafrostböden dienen als Speicher für bis zu 190 Gt, rund 15% des globalen Gesamtkohlenstoffs der im Boden gebunden ist, obwohl arktische Ökosysteme weltweit nur ca. 6% der Erdoberfläche einnehmen (Wookey, 2002).

Geringer Abbau von organischem Material führt jedoch in weiterer Folge zu geringer Verfügbarkeit an Nährstoffen, welche vor allem auf das Pflanzenwachstum limitierend wirkt (Shaver and Chapin, 1980).

Die Tundra ist ein relativ junges Biom, wodurch ihre Biodiversität im Vergleich zu anderen Biomen relativ gering erscheint (Shahgedanova and Kuznetsov, 2003; Zlotin, 2003). Die höchste Artenzahl und Biomasseproduktion ist in den Gebieten der südlichen Tundra anzutreffen, da diese eine Art Übergangszone (Ökoton) zwischen bewaldeten und vollkommen baumlosen Arealen darstellt, aber noch eine gut ausgebildete Strauch- und Zwergstrauchschicht aufweist (Chernov and Matveyeva, 1997). Den höchsten Anteil der Biomasse machen jedoch die Cryptogamen aus, welche polwärts im Gegensatz zu den höheren Pflanzen an Dominanz zunehmen.

Die Gesamtzahlen für die arktische Flora liegen bei 1500 Gefäßpflanzen, 750 Moos- und 1200 Flechtenarten. Dies sind nur ca. 0,4% aller Gefäßpflanzen der Erde (Grabherr, 1997). Darunter zeigt sich aber eine große Vielfalt an ökofunktionellen Typen, die aufgrund verschiedener Strategien in hohen Breiten überleben können.

Generell zeigen Tundrapflanzen einen niedrigen Wuchs, um während der Vegetationsperiode die bodennahen wärmeren Temperaturen und im Winter die schützenden Schneedecke nutzen zu können (Archibold, 1994; Grabherr, 1997; Shahgedanova and Kuznetsov, 2003). Aufgrund der sehr kurzen Vegetationsperiode sind die meisten Tundrapflanzen mehrjährig. Ihre Blüten- und Blattentwicklung kann sich über mehrere Vegetationsperioden ziehen (Sonesson, 1991; Grabherr, 1997). Laubwerfende Sträucher zeichnen sich durch schnelles Wachstum und frühe Blütenbildung aus, auch können sie die wenigen verfügbaren Nährstoffe rasch aufnehmen und verwerten. Grasartige zählen auch zu den Schnellwüchsigen und zeigen weitere Anpassung indem sie Horste bilden um sich zusätzlich zu schützen (Archibold, 1994). Immergrüne Pflanzenarten sind zwar geprägt durch langsames Wachstum, können aber durch einen hohen Anteil an verholzten Pflanzenteilen sehr gut mit geringem Nährstoffangebot umgehen. Sie besitzen den Vorteil, bei günstigen Bedingungen sofort Photosynthese betreiben zu können (Sonesson, 1991; Archibold, 1994) und halten zusätzlich die jährlichen Verluste von

Kohlenstoff und anderen Nährstoffen gering (Sonesson, 1991; Aerts, 1995). Cryptogame stellen wohl die an arktische Klimate am besten angepasste Pflanzengruppe dar. Diese sind resistent gegen Gefrieren und weisen relative hohe Photosyntheseraten auch bei geringen Temperaturen und Strahlungssummen auf (Oechel and Sveinbjörnsson, 1978).

Die Verteilung dieser ökofunktionellen Gruppen und die Vegetationszusammensetzung wird von dem in Tundra-Ökosystemen typischen mosaikartigen Mikrorelief geprägt. Sie unterliegt aber auch klimatischen Änderungen.

In den letzten 50 Jahren wurde ein globaler Temperaturanstieg von nicht weniger als 0,6°C gemessen und eine Erwärmung um weitere 0,4°C innerhalb der kommenden 20 Jahre ist prognostiziert. Diese wird sich am stärksten in hohen Breiten bemerkbar machen, in denen Temperatur einen limitierenden Faktor darstellt (Walker, 1995).

Durch diese Erwärmung unterliegt auch die arktische Pflanzenwelt einem Wandel.

So zeigt sich direkter Einfluss durch frühere Schneeschmelze (Walther et al., 2002) und einer deshalb verlängerten Vegetationsperiode (Euskirchen et al., 2006). Dadurch bleibt den Pflanzen mehr Zeit für die Entwicklung und sie können früher mit der Photosynthese beginnen. Eine Verschiebung sowie ein früheres Einsetzen der phenologischen Phasen, wie die Blütezeit oder das Austreiben der Blattknospen (Arft et al., 1999; Walther et al., 2002; Aerts et al., 2006), könnte aber auch zu einer Entkoppelung sonst eng zusammenhängender beziehungsweise fein abgestimmter Prozesse führen. Die Interaktion mit bestäubenden Insekten oder auch die Nahrungsversorgung von verschiedenen Pflanzenfressern (Walther et al., 2002; Wookey, 2002; ACIA, 2004) sind Beispiele dafür.

Die Tundrenvegetation wird jedoch auch über indirektem Wege von erhöhter Temperatur beeinflusst, zum Beispiel durch die Änderung zusätzlicher wachstumslimitierender Co-Faktoren wie Nährstoffverfügbarkeit und Bodenfeuchte.

Durch tieferes Auftauen des Permafrosts (ACIA, 2004; IPCC, 2007) vergrößert sich auch die „aktive Schicht“ und die Aktivität der Mikroorganismen wird angeregt. Dadurch gesteigerte Respiration (Hobbie, 1996; Rustad et al., 2001) kann den Kohlenstoffspeicher der Tundraböden aber in eine Kohlenstoffquelle umkehren (Oechel et al., 1993; Wookey, 2002). Durch höhere Abbau- und Mineralisierungsraten stehen aber auch den Pflanzen mehr Nährstoffe zur Verfügung. Insbesondere vermehrte Stickstoffverfügbarkeit kann deren Wachstum stimulieren (Chapin et al., 1995; Hobbie, 1996; Rustad et al., 2001; Aerts, 2006; Aerts et al., 2006). Dies würde wiederum den ökosystemaren Kohlenstoffkreislauf

beeinflussen, in dem die Pflanzen eine wichtige Rolle spielen. Einerseits nehmen sie durch Biomasseproduktion Kohlenstoff auf, andererseits wird dieser über die Zersetzung der Streu wieder freigesetzt.

Ein zweiter sehr bestimmender Faktor, vor allem für die Abbauprozesse von organischem Material, ist die Feuchtigkeit des Bodens. Permafrost behindert das Abfließen des Wassers, wodurch in arktischen Ökosystemen trotz geringen Niederschlagsmengen überwiegend feuchte Böden anzutreffen sind. Diese feuchten, kalten Bedingungen sind biogeochemischen Prozessen nicht förderlich und eine Änderung der Hydrologie könnte große Auswirkungen haben. Erhöhte Niederschlagsmengen, besonders im Winter, sind prognostiziert (Rowntree, 1997; ACIA, 2004; IPCC, 2007) aber gleichzeitig wird durch erhöhte Temperatur die Evapotranspiration angekurbelt. Eine Verschiebung dieses Verhältnisses könnte nun einen Einfluss auf die mikrobielle Aktivität haben und weiters die Beziehung zwischen Mikroorganismen und Pflanzen verändern (Jonasson et al., 2004; Nordin et al., 2004). Eine Abnahme der Bodenfeuchtigkeit könnte nun einerseits zu erhöhter Nährstoffverfügbarkeit, andererseits aber auch zu höheren CO₂-Emissionen (Wookey, 2002) und Konkurrenzsteigerung der Mikroben gegenüber der Pflanzenwelt durch vermehrte Nährstoffimmobilisation führen (Nadelhoffer et al., 1997). In trockeneren Gebieten könnten sich gesteigerte Niederschlagsraten jedoch positiv auf die Mineralisierungsrate auswirken (Rustad et al., 2001).

Längerfristige Reaktionen der Vegetation werden stark vom Zusammenspiel eben dieser direkten und indirekten Einflüsse erhöhter Temperatur geprägt sein. Vom Gleichgewicht dieser Prozesse abhängig, könnte ein durch erhöhte Temperatur bewirkter Pflanzenwuchs zumindest teilweise die durch Erwärmung verursachte höhere Bodenrespiration kompensieren (Rustad et al., 2001; Weintraub and Schimel, 2005) und wiederum auf das globale Klima rückwirken (Meir et al., 2006; Dorrepaal, 2007).

Zahlreiche Erwärmungsexperimente der letzten Jahrzehnte lieferten erste Einblicke.

Bereits kurzzeitige Erwärmung zeigte deutlichen Einfluss auf das Pflanzenwachstum, wenn auch einen sehr art-spezifischen (Henry and Molau, 1997; Press et al., 1998). Längerfristige Temperaturerhöhung wies schon generellere Trends auf, wodurch Ökosysteme mit einer gewissen Zeitverzögerung zu reagieren schienen. Demnach sind Kurzzeitstudien keine Garanten für sichere Vorhersagen (Chapin et al., 1995).

So zeigten zum Beispiel Dormann and Woodin (2002); Van Wijk et al. (2003); und Hollister et al. (2006) einen Anstieg der oberirdischen Biomasse der meisten höherer Pflanzenarten.

Signifikanten Biomassezuwachs, vor allem von Zwergsträuchern, zeigten Erwärmungsexperimente von Chapin et al. (1995) und Jonsdottir et al. (2005). In Verbindung mit Nährstoffbeigabe waren aber besonders schnellwachsende Pflanzengruppen, wie laubwerfende Zwergsträucher und Grasartige, begünstigt (Chapin et al., 1995; Van Wijk et al., 2003). Diese konnten die zusätzlichen verfügbaren Nährstoffe rasch aufnehmen und verwerten. Zu diesen zählten auch die Zwergbirke, *Betula nana*, welche besondere Flexibilität in ihrer Entwicklung zeigte und durch ihren hoch signifikanten Zuwachs in mehreren Studien hervorsticht (Chapin et al., 1995; Shaver et al., 2001; Van Wijk et al., 2003; Wahren et al., 2005).

Cryptogame zeigten variable Reaktionen, von keiner Beeinflussung des Wachstums (Dormann and Woodin, 2002), über einen negativen Erwärmungseffekt auf Moose (Jonsdottir et al., 2005) und auf Flechten (Van Wijk et al., 2003) bis hin zu einer Biomasseabnahme von Moosen sowie Flechten unter erhöhter Temperatur (Chapin et al., 1995; Wahren et al., 2005; Hollister et al., 2006; Walker et al., 2006) und in Kombination mit Nährstoffdüngung (Chapin et al., 1995; Van Wijk et al., 2003). Gesteigertes Wachstum höherer Pflanzen schien somit auf Kosten der Cryptogamen zu gehen, was auch die meist negative Korrelation der beiden Gruppen unterstützt (Cornelissen et al., 2001).

Eine solche Umstrukturierung der Vegetation und eine Verschiebung der Dominanzen der vorkommenden Pflanzenarten kann weitreichende Folgen haben. Vor allem ein Verlust der Cryptogamen würde große Veränderungen bedeuten, denn diese bilden den Hauptanteil der pflanzlichen Biomasse arktischer Ökosysteme und nehmen eine wesentliche Rolle darin ein. Einerseits stabilisieren sie die Erdoberfläche und verhindern Erosion, schaffen andererseits aber auch Raum für die Samenkeimung höherer Pflanzen. Sie beeinflussen die Bodentemperatur und die Bodenfeuchte durch Isolieren von Permafrost und können zur Stickstoff-Fixierung beitragen. Zusätzlich dienen vor allem Flechten noch als wichtige Nahrungsquelle für Tiere, wie zum Beispiel das Ren (Press et al., 1998; Cornelissen et al., 2001; Aerts et al., 2006).

Aber auch die Änderung der Artenzusammensetzung innerhalb der höheren Pflanzen ist von Bedeutung, denn veränderte Artenzusammensetzung führt zu veränderter chemischer Zusammensetzung der Streu, was sich wiederum auf den Abbau und die Mineralisierungsrate auswirkt (Hobbie, 1996; Henry and Molau, 1997; ACIA, 2004; Weintraub and Schimel, 2005; Aerts, 2006; Cornelissen et al., 2007; Dorrepaal, 2007).

So bedeutet ein Trend zu verholzten Pflanzen, insbesondere zu laubwerfenden Zwergsträuchern, zwar ein höheres Kohlenstoff-Stickstoffverhältnis und dadurch eine

verminderte Qualität der Streu, es kann dadurch aber auch mehr Kohlenstoff in ihrer Biomasse gebunden werden (Weintraub and Schimel, 2005).

Welche Pflanzenarten sich nun aber etablieren oder ihre Verbreitungsgrenze weiter nordwärts verschieben können ist abhängig von der Anpassungsfähigkeit und der Toleranz der ursprünglichen Arten gegenüber Temperatur- und Niederschlagsveränderung, sowie von ihrer Konkurrenzfähigkeit gegenüber neu einwandernden Pflanzenarten aus südlicheren Klimaten. Vor allem in den extremsten Klimaten ist mit Einwanderung zu rechnen, da diese freie Nischen zur Besiedlung bereitstellen und dadurch Konkurrenz niedrig gehalten wird (Wookey, 2002; Cornelissen et al., 2007).

Erste Auswirkungen regionaler Klimaerwärmung in arktischen Ökosystemen sind bereits sichtbar und ein Vordringen gewisser Zwergsträucher immer weiter polwärts ist dokumentiert (Sturm et al., 2001; Walther et al., 2002; Tape et al., 2006).

Doch klimatische Veränderungen sind meist räumlich inhomogen (Walther et al., 2002; ACIA, 2004) und auch arktische Ökosysteme sind bezüglich ihrer Vegetation, Bodencharakteristik, Geomorphologie, Topographie, Ressourcenverfügbarkeit sowie in ihrem Mikroklima sehr unterschiedlich ausgeprägt (Wookey, 2002). Dadurch sind die Auswirkungen auf die Vegetation und deren Reaktion auf Erwärmung immer vom Ausgangszustand des Systems abhängig und somit ortsspezifisch (Shaver et al., 2000; Rustad et al., 2001; Van Wijk et al., 2003; Hollister et al., 2005; Jonsdottir et al., 2005; Wahren et al., 2005; Hollister et al., 2006).

Fragestellung

Arktische Ökosysteme sind durch tiefe Temperaturen, Permafrost, sowie durch eine nur kurze Vegetationsperiode charakterisiert. Neben anderen Faktoren sind arktische Pflanzen in ihrem Wachstum vor allem durch tiefe Temperaturen limitiert. Tiefe Temperaturen führen aber auch zu niedrigen Abbauraten von organischem Material und in weiterer Folge zu einer herabgesetzten Verfügbarkeit von Nährstoffen. Dies stellt eine weitere Herausforderung für Pflanzen hoher Breiten dar und wirkt ebenfalls limitierend auf deren Wachstum (Shaver and Chapin, 1980).

Erwärmung, wie sie im Zuge des globalen Klimawandels auftritt, kann das Pflanzenwachstum daher direkt, über die Erhöhung der Temperatur, oder indirekt, durch eine Veränderung der Nährstoffverfügbarkeit, beeinflussen. Durch eine Erhöhung der Temperatur, wie sie im globalen Klimawandel erwartet wird, könnte die Temperaturlimitierung des Pflanzenwachstums geringer werden, und somit in einem verstärkten Wachstum resultieren. Durch Erwärmung wird aber auch die Aktivität der Mikroorganismen angeregt was erhöhte Abbau- beziehungsweise Mineralisierungsraten von Kohlenstoff zur Folge haben könnte, was sich in erhöhten CO₂-Verlusten an die Atmosphäre niederschlagen könnte (Oechel et al., 1993; Wookey, 2002). Gleichzeitig könnte ein erhöhtes Nährstoffangebot, durch verstärkte N-Mineralisierung aber auch zu einem erhöhten Pflanzenwachstum führen und daher die Verluste durch verstärkten Abbau von organischem Material kompensieren. Erhöhte N-Mineralisierung muss aber nicht zu einer Erhöhung des pflanzenverfügbaren Stickstoffs führen, sondern kann auch zu vermehrter Nährstoffimmobilisierung durch Mikroben führen (Nadelhoffer et al. 1997) und somit eine fortdauernde Nährstofflimitierung des Pflanzenwachstums bedeuten. Können die Pflanzen aber dieses Mehr an Nährstoffen aufnehmen, würde dies Photosynthese sowie Wachstum stimulieren und somit zur stärkeren CO₂-Fixierung beitragen (Rustad 2001, Weintraub and Schimel 2005, Aerts 2006, Aerts et al. 2006). Moose und Flechten, welche Nährstoffe nicht aus dem Boden aufnehmen, würden möglicherweise keinen Vorteil aus einem erhöhten Angebot an Nährstoffen im Boden ziehen können und in jedem Fall weiters nährstofflimitiert bleiben.

Neben Auswirkungen auf das Pflanzenwachstum, kann die globale Klimaerwärmung aber auch eine Veränderung der Vegetationszusammensetzung zur Folge haben, wie bereits mehrfach gefunden wurde (Billings and Peterson, 1992; Chapin and Körner, 1995).

Die Auswirkungen erhöhter Temperatur auf die Veränderung von arktischen Systemen ist stark von der Ausgangssituation abhängig. Die Vegetation amerikanischer beziehungsweise europäischer Tundren wurden bereits seit vielen Jahren untersucht, wohingegen relativ wenig aus den Tundrengebieten Eurasiens bekannt ist. Deshalb setzte meine Forschungsarbeit ihren Fokus auf die Tundrengebiete Sibiriens, insbesondere die südliche Tundra Westsibiriens. Mein Forschungsgebiet war eine flechtendominierte Zwergstrauchtundra, welche bislang im Gegensatz zu den feuchten Seggen-Wiesen noch nicht in diesem Zusammenhang untersucht wurde.

Daraus leiteten sich folgende Forschungsfragen ab:

- (1) Wird eine erhöhte Temperatur zu einer Zunahme der pflanzlichen Biomasse in flechtendominierten Zwergstrauchtundren führen?

Aufgrund von Studien aus der amerikanischen Arktis, meist in feuchten Seggen-Gebieten, kann erwartet werden dass Erwärmung zu einer gesteigerten Phytomasse führt, wobei Unterschiede zwischen unterschiedlichen funktionellen Pflanzengruppen bestehen dürften. Meine Arbeitshypothese war, dass erhöhte Temperatur einen Biomassezuwachs der höherer Pflanzen bewirkt (z.B. der laubwerfenden Zwergsträucher), die im Untersuchungsgebiet dominanten Flechten durch erhöhte Temperatur nicht besser wachsen.

- (2) Bedingen erhöhte Lufttemperatur eine Veränderung des Nährstoffangebotes und führen so zu einer Verschiebung der Zusammensetzung innerhalb der Pflanzengesellschaft? Durch Erwärmung wird eine Ankurbelung der mikrobiellen Aktivität und somit eine höhere Nährstoffverfügbarkeit erwartet, die in weiterer Folge zu einem gesteigerten Pflanzenwachstum führen könnte. Erhöhte Stickstoffverfügbarkeit könnte vor allem schnellwachsende Pflanzengruppen begünstigen, welche die Nährstoffe unmittelbar aus dem Boden aufnehmen können. Kryptogame hingegen nehmen Stickstoff vor allem aus atmosphärischer Deposition und während der Schneeschmelze auf. Daher wird neben einer Steigerung der höheren Pflanzen ein gleichzeitiger Rückgang der langsamwüchsigen Kryptogamen aufgrund von erhöhter Beschattung erwartet, und somit eine Verschiebung in Richtung zwergstrauchdominierter Vegetation prognostiziert.

Meine Hypothese lautete daher: Eine durch Erwärmung induzierte gesteigerte Nährstoffverfügbarkeit bedingt eine Zunahme der laubwerfenden Zwergsträucher und folglich einen durch Beschattung hervorgerufenen Rückgang an Kryptogamen.

Getestet wurden meine Hypothesen in einem 5-jährigen Experiment welches auf passiver Erwärmung durch so genannte „Open Top Chambers“ (OTCs) basiert. Untersucht wurden die Effekte erhöhter Temperatur auf die pflanzliche Biomasse (ober- und unterirdisch) und Wachstumsrate, auf biometrische Merkmale, Nährstoffgehalte und –verteilung, sowie die Struktur und die Zusammensetzung der Pflanzengesellschaft relativ zur Ausgangssituation.

Literatur:

- ACIA (2004) Arctic Climate Impact Assessment: Scientific Report. Cambridge University Press, New York
- Aerts R (1995) The Advantages Of Being Evergreen. *Trends in Ecology & Evolution* 10: pp 402-407
- Aerts R (2006) The freezer defrosting: global warming and litter decomposition rates in cold biomes. *Journal of Ecology* 94: pp 713-724
- Aerts R, Cornelissen JHC, Dorrepaal E (2006) Plant performance in a warmer world: General responses of plants from cold, northern biomes and the importance of winter and spring events. *Vegetatio* 182: pp 65-77
- Archibold O (1994) The polar and high mountain tundras. *In* O Archibold, ed, *Ecology of World Vegetation*. Chapman & Hall, London, pp 281- 318
- Arft AM, Walker MD, Gurevitch J, Alatalo JM, Bret-Harte MS, Dale M, Diemer M, Gugerli F, Henry GHR, Jones MH, Hollister RD, Jonsdottir IS, Laine K, Levesque E, Marion GM, Molau U, Molgaard P, Nordenhall U, Raszhivin V, Robinson CH, Starr G, Stenstrom A, Stenstrom M, Totland O, Turner PL, Walker LJ, Webber PJ, Welker JM, Wookey PA (1999) Responses of tundra plants to experimental warming: Meta-analysis of the international tundra experiment. *Ecological Monographs* 69: pp 491-511
- Billings W, Peterson K (1992) Some possible effects of climatic warming on arctic tundra ecosystems of the Alaska North Slope. *In* R Peters, T Lovejoy, eds, *Global Warming and Biological Diversity*. Yale University Press, New Haven, pp 233-243
- Chapin FI, Körner C (1995) Patterns, Causes, Changes and Consequences of Biodiversity in Arctic and Alpine Ecosystems. *In* FI Chapin, C Körner, eds, *Arctic and Alpine Biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences*, *Ecological Studies* 113. Springer-Verlag, Berlin, pp 313- 320
- Chapin FS, Shaver GR, Giblin AE, Nadelhoffer KJ, Laundre JA (1995) Responses Of Arctic Tundra To Experimental And Observed Changes In Climate. *Ecology* 76: pp 694-711
- Chernov Y, Matveyeva N (1997) Arctic Ecosystems in Russia. *In* F Wielgolaski, ed, *Ecosystems of the World 3 - Polar and Alpine Tundra*. Elsevier Science, Amsterdam, pp 361-508
- Chernov YI, Matveyeva NV (1979) Regularities of zonal distribution of communities in Taimyr [Zakonomernosti zonal'nogo raspredeleniya soobshchestv na Taimyre]. *Arkticheskiye tundry i polyarnye pustyni Taimyra*. Nauka: pp 166-200
- Cornelissen JHC, Callaghan TV, Alatalo JM, Michelsen A, Graglia E, Hartley AE, Hik DS, Hobbie

- SE, Press MC, Robinson CH, Henry GHR, Shaver GR, Phoenix GK, Jones DG, Jonasson S, Chapin FS, Molau U, Neill C, Lee JA, Melillo JM, Sveinbjornsson B, Aerts R (2001) Global change and arctic ecosystems: is lichen decline a function of increases in vascular plant biomass? *Journal of Ecology* 89: pp 984-994
- Cornelissen JHC, van Bodegom PM, Aerts R, Callaghan TV, van Logtestijn RSP, Alatalo J, Chapin FS, Gerdol R, Gudmundsson J, Gwynn-Jones D, Hartley AE, Hik DS, Hofgaard A, Jonsdottir IS, Karlsson S, Klein JA, Laundre J, Magnusson B, Michelsen A, Molau U, Onipchenko VG, Quested HM, Sandvik SM, Schmidt IK, Shaver GR, Solheim B, Soudzilovskaia NA, Stenstrom A, Tolvanen A, Totland O, Wada N, Welker JM, Zhao XQ, Team MOL (2007) Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes. *Ecology Letters* 10: pp 619-627
- Dormann CF, Woodin SJ (2002) Climate change in the Arctic: using plant functional types in a meta-analysis of field experiments. *Functional Ecology* 16: pp 4-17
- Dorrepaal E (2007) Are plant growth-form-based classifications useful in predicting northern ecosystem carbon cycling feedbacks to climate change? *Journal of Ecology* 95: pp 1167-1180
- Euskirchen ES, McGuire AD, Kicklighter DW, Zhuang Q, Clein JS, Dargaville RJ, Dye DG, Kimball JS, McDonald KC, Melillo JM, Romanovsky VE, Smith NV (2006) Importance of recent shifts in soil thermal dynamics on growing season length, productivity, and carbon sequestration in terrestrial high-latitude ecosystems. *Global Change Biology* 12: pp 731-750
- Grabherr G (1997) Zonobiom IX: Tundren & polare Wüsten. In G Grabherr, ed, *Farbatlas: Ökosysteme der Erde*. Ulmer Verlag, Stuttgart, pp 332-354
- Henry GHR, Molau U (1997) Tundra plants and climate change: the International Tundra Experiment (ITEX). *Global Change Biology* 3: pp 1-9
- Hobbie SE (1996) Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. *Ecological Monographs* 66: pp 503-522
- Hollister RD, Webber PJ, Bay C (2005) Plant response to temperature in Northern Alaska: Implications for predicting vegetation change. *Ecology* 86: pp 1562-1570
- Hollister RD, Webber PJ, Nelson FE, Tweedie CE (2006) Soil thaw and temperature response to air warming varies by plant community: Results from an open-top chamber experiment in northern Alaska. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 38: pp 206-215
- IPCC (2007) Intergovernmental Panel on Climate Change 2007: Synthesis Report; The

- Physical Science Basis, Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment. Cambridge University Press
- Jonasson S, Castro J, Michelsen A (2004) Litter, warming and plants affect respiration and allocation of soil microbial and plant C, N and P in arctic mesocosms. *Soil Biology & Biochemistry* 36: pp 1129-1139
- Jonsdottir IS, Magnusson B, Gudmundsson J, Elmarsdottir A, Hjartarson H (2005) Variable sensitivity of plant communities in Iceland to experimental warming. *Global Change Biology* 11: pp 553-563
- Meir P, Cox P, Grace J (2006) The influence of terrestrial ecosystems on climate. *Trends In Ecology & Evolution* 21: pp 254-260
- Nadelhoffer KJ, Shaver GR, Giblin A, Rastetter EB (1997) Potential Impacts of Climate Change on Nutrient Cycling, Decomposition, and Productivity in Arctic Ecosystems. *In* WC Oechel, T Callaghan, T Gilmanov, JI Holten, B Maxwell, U Molau, B Sveinbjörnsson, eds, *Ecological Studies* 124, "Global Change and Arctic Terrestrial Ecosystems". Springer-Verlag, New York, pp 349-364
- Nordin A, Schmidt IK, Shaver GR (2004) Nitrogen uptake by arctic soil microbes and plants in relation to soil nitrogen supply. *Ecology* 85: pp 955-962
- Oechel W, Sveinbjörnsson B (1978) Primary production processes in arctic bryophytes at Barrow, Alaska. *In* T LL, ed, *Vegetation and Production Ecology of an Alaskan Arctic Tundra*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York, pp 269-298
- Oechel WC, Hastings SJ, Vourlitis G, Jenkins M, Riechers G, Grulke N (1993) Recent Change Of Arctic Tundra Ecosystems From A Net Carbon-Dioxide Sink To A Source. *Nature* 361: pp 520-523
- Press MC, Potter JA, Burke MJW, Callaghan TV, Lee JA (1998) Responses of a subarctic dwarf shrub heath community to simulated environmental change. *Journal of Ecology* 86: pp 315-327
- Rowntree P (1997) Global and Regional Patterns of Climate Change: Recent Predictions for the Arctic. *In* WC Oechel, T Callaghan, T Gilmanov, JI Holten, B Maxwell, U Molau, B Sveinbjörnsson, eds, *Ecological Studies* 124, "Global Change and Arctic Terrestrial Ecosystems". Springer-Verlag, New York, pp 82-109
- Rustad LE, Campbell JL, Marion GM, Norby RJ, Mitchell MJ, Hartley AE, Cornelissen JHC, Gurevitch J (2001) A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia* 126: pp 543-562
- Shahgedanova M, Kuznetsov M (2003) The Arctic Environments. *In* M Shahgedanova, ed, *The*

- Physical Geography of Northern Eurasia. Oxford University Press, pp 191-215
- Shaver GR, Bret-Harte SM, Jones MH, Johnstone J, Gough L, Laundre J, Chapin FS (2001) Species composition interacts with fertilizer to control long-term change in tundra productivity. *Ecology* 82: pp 3163-3181
- Shaver GR, Canadell J, Chapin FS, Gurevitch J, Harte J, Henry G, Ineson P, Jonasson S, Melillo J, Pitelka L, Rustad L (2000) Global warming and terrestrial ecosystems: A conceptual framework for analysis. *50: BioScience* pp 871-882
- Shaver GR, Chapin FS (1980) Response to fertilization by various plant growth forms in an Alaskan tundra: nutrient accumulation and growth. *Ecology* 61: pp 662-675
- Sonesson MC, T.V. (1991) Strategies of survival in plants of the Fenoscandian tundra. *Arctic* 44: pp 95-105
- Sturm M, Racine C, Tape K (2001) Climate change - Increasing shrub abundance in the Arctic. *Nature* 411: pp 546-547
- Tape K, Sturm M, Racine C (2006) The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic. *Global Change Biology* 12: pp 686-702
- Van Wijk MT, Clemmensen KE, Shaver GR, Williams M, Callaghan TV, Chapin FS, Cornelissen JHC, Gough L, Hobbie SE, Jonasson S, Lee JA, Michelsen A, Press MC, Richardson SJ, Rueth H (2003) Long-term ecosystem level experiments at Toolik Lake, Alaska, and at Abisko, Northern Sweden: generalizations and differences in ecosystem and plant type responses to global change. *Global Change Biology* 10: pp 105-123
- Wahren CHA, Walker MD, Bret-Harte MS (2005) Vegetation responses in Alaskan arctic tundra after 8 years of a summer warming and winter snow manipulation experiment. *Global Change Biology* 11: pp 537-552
- Walker DA, Gould WA, Maier HA, Reynolds MK (2002) The Circumpolar Arctic Vegetation Map: AVHRR-derived base maps, environmental controls, and integrated mapping procedures. *International Journal of Remote Sensing* 23: pp 4551-4570
- Walker M (1995) Patterns and Causes of Arctic Plant Community Diversity. In FS Chapin, C Körner, eds, *Ecological Studies* 113, „Arctic and Alpine Biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem Consequences“. Springer Verlag, pp 3- 21
- Walker MD, Wahren CH, Hollister RD, Henry GHR, Ahlquist LE, Alatalo JM, Bret-Harte MS, Calef MP, Callaghan TV, Carroll AB, Epstein HE, Jonsdottir IS, Klein JA, Magnusson B, Molau U, Oberbauer SF, Rewa SP, Robinson CH, Shaver GR, Suding KN, Thompson CC, Tolvanen A, Totland O, Turner PL, Tweedie CE, Webber PJ, Wookey PA (2006) Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *PNAS* 103: pp 1342-1346

- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin JM, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: pp 389-395
- Weintraub MN, Schimel JP (2005) Nitrogen cycling and the spread of shrubs control changes in the carbon balance of arctic tundra ecosystems. *BioScience* 55: pp 408-415
- Wookey P (2002) Tundra, the earth system: biological and ecological dimensions of global environmental change. *In* H Mooney, J Canadell, eds, *Encyclopedia of Global Environmental Change*, Vol 2, Wiley, London, pp 593- 602
- Zlotin R (2003) Biodiversity and Productivity of Ecosystems. *In* M Shahgedanova, ed, *The Physical Geography of Northern Eurasia*. Oxford University Press, pp 169-190

Manuscript

**“The Effect of Increased Temperature on the Growth
of Tundra Plants”**

Abstract

Climate change is underway and with higher temperature plants of arctic ecosystems are expected to respond with increased growth. As the kind and direction of response depends on the initial state of the ecosystem, this study focused on a lichen-rich dwarf-shrub tundra, a little studied type of arctic ecosystem. We conducted a 5-year passive warming experiment (open top chambers) in the Southern Tundra of Western Siberia, which has received little attention so far.

Warming lead to an overall increased biomass of vascular plants, but hardly affected lichens and strongly negatively affected mosses. Because the individual functional plant groups showed opposite responses to warming, total aboveground plant biomass remained unchanged at the ecosystem level. Overall, two plant species, *Betula nana* and *Ledum decumbens*, exhibited an enhanced RGR (relative growth rate) and were responsible for the positive response of their functional group (deciduous shrubs). However, while their biomass increased, their nitrogen content decreased (on a dry mass basis), leading to a higher C/N ratio in plants in the warming treatment. This higher C/N ratio may have either been due to a limited nutrient availability in the soil or to the plant's inability to increase their soil nitrogen uptake.

This study fell in years with exceptionally high average summer temperatures (2001-2006). Additional warming by OTCs may have had negative effects on growth of some plant groups, such as mosses and lichens, but not on others.

Keywords: climate warming, tundra plants, biomass, nitrogen

Introduction

The earth's climate has warmed by approximately 0,6°C over the past 50 years and especially northern latitudes are predicted to be affected more rapidly and to a greater extent than the rest of the biosphere (IPCC, 2007). As temperature is a constraining key factor for all abiotic and biotic processes, climate warming in arctic ecosystems is of global biogeochemical significance (Walker, 1995).

Plants in arctic ecosystems are thought to be limited by low temperatures which also cause low nutrient availability. Late snow melt and thaw of permafrost only in summer months, lead to short growing seasons and low annual biomass production. The frozen soils and the high soil water content impede nutrient mineralization, consequently causing nutrient-limitation of arctic plant growth (Shaver and Chapin, 1980). As temperature increases, arctic vegetation is believed to show response.

Increased temperature may influence tundra plants either directly, as by shorten the period of snowcover (Walther et al., 2002) and prolonging the vegetation period (Euskirchen et al., 2006; IPCC, 2007), or indirectly by altering limiting co-factors like nutrient availability and soil moisture. Temperature-stimulated mineralization may thereby enlarge the for plants available nutrient pool (Chapin et al., 1995; Rustad et al., 2001; Aerts et al., 2006), which may further have important effects on their growth. An alteration in soil hydrology could result from a change in the rate of evapotranspiration or precipitation (Rowntree, 1997; ACIA, 2004; IPCC, 2007). This might additionally influence the microbial activity (Rustad et al., 2001), and will furthermore allow the microorganisms to change their competitiveness to available nutrients, again feeding back on the vegetation (Nadelhoffer et al., 1997).

Thus, temperature elevation creates a complex system of a multitude of interacting direct and indirect biological and chemical processes. To address the direction and magnitude of the potential vegetation's response of this biome, a number of manipulation studies were initiated in the last decades and several meta-analysis (e.g. ITEX) found that arctic species are quite responsive to warming.

So longer growing seasons showed a shift in the plants phenology to earlier leaf bud burst and flowering (Arft et al., 1999; Walther et al., 2002; Aerts et al., 2006). Already short-term warming led to a response in plant biomass, even if highly species-specific (Henry and Molau,

1997; Press et al., 1998). After a longer period of experimental warming a more or less consistent increase of vascular plant biomass were reported (Chapin et al., 1995; Rustad et al., 2001; Dormann and Woodin, 2002; Van Wijk et al., 2003; Hollister et al., 2006). In other warming studies but mostly in combination with nutrient addition a shift in the composition of plant community and structure was observed, especially to fast growing plants, such as deciduous shrubs and graminoids (Chapin et al., 1995; Van Wijk et al., 2003; Walker et al., 2006). Such a dominance shift caused by regional warming is already underway and was reported among others by Sturm et al. (2001), Walther et al. (2002) and Tape et al. (2006).

Cryptogams showed variable response, from no response nor change (Dormann and Woodin, 2002), over negative warming effect on bryophytes (Jonsdottir et al., 2005) and on lichens (Van Wijk et al., 2003), to a decrease in biomass of both, mosses and lichens by warming (Chapin et al., 1995; Wahren et al., 2005; Hollister et al., 2006; Walker et al., 2006) and by combined fertilization and warming (Chapin et al., 1995; Van Wijk et al., 2003). Vascular plant growth seems to increase at the expense of nonvascular plants (Cornelissen et al., 2001).

Such reorganisation of arctic ecosystems by changing the dominance of existing species, especially by a shift to woody-species, have continuative consequences. It potentially feeds back on the ecosystem's element cycle as litter chemistry and further litter decomposition are altered (Hobbie, 1996; Henry and Molau, 1997; Weintraub and Schimel, 2005; Aerts et al., 2006; Cornelissen et al., 2007).

But temperature increase is predicted to be spatial very variable (Walther et al., 2002; ACIA, 2004), and arctic ecosystems are highly heterogenous. They differ in their structure, in resource availability as well as their climate. Thus, the direction of the vegetation's response will be up to the initial state and therefore site-dependent (Shaver et al., 2000; Rustad et al., 2001; Van Wijk et al., 2003; Hollister et al., 2005; Jonsdottir et al., 2005; Wahren et al., 2005; Hollister et al., 2006).

Most of the research of responses of arctic plants to global warming is done in the North American and European Arctic, especially wet, often sedge-dominated tundra systems. In contrast, tundra ecosystems of Siberia are not well represented in the literature. Hoping to add another part to the puzzle, this thesis focused on the plant responses to simulated global warming of a lichen-rich dwarf-shrub tundra in the Siberian Southern Tundra zone.

Hence the following research questions arise:

- (1) Do higher atmospheric temperatures increase the plant biomass in a lichen-rich dwarf-shrub tundra?

Previous studies from wet, dwarf-shrub and sedge dominated arctic ecosystems showed an increase in the total aboveground biomass. No data are available on lichen-rich dwarf-shrub tundra ecosystems.

Our working hypothesis was, that increased temperature will lead to an increased plant biomass, especially of fast growing vascular plants.

- (2) Do higher temperatures and a change in nutrient availability cause a shift in plant community composition?

Next to low temperatures, low nutrient supply is a growth limiting factor for tundra plants. If warming will induce higher nutrient availability, this could increase total aboveground biomass. Higher nitrogen availability would support the growth of plants, which can use available nutrients more efficient and faster. As a consequence a decrease of the cryptogams, which take up most of their nitrogen from atmospheric deposition or after snow melt, could take place with potential consequences for the whole ecosystem. All in all warming was supposed to lead to a shift of the species dominances in the direction of a dwarf shrub-dominated vegetation.

We hypothesised that experimental warming leads to a higher nutrient availability that will stimulate the growth of deciduous dwarf-shrubs but will consequently lead to a decrease of cryptogams by shading.

To test these hypothesis, we conducted a 5-year passive warming experiment by so called "Open Top Chambers" (OTCs). Effects of warming on plant biomass (aboveground as well as belowground) and relative growth rate (RGR), biometric traits, nutrient distribution and contents as well as structure and composition of plant community compared to its initial starting point, were analysed.

Material and Methods

Investigation area

The experimental site is located approximately 1 km north from the town of Yamburg at Tazovsky peninsula, Western Siberia (67°56'11" N, 74°51'51" E), which is situated in the southern tundra vegetation zone. The vegetation-type is a lichen-rich dwarf-shrub tundra, which is distributed circumpolar and is common for great parts of the Russian Arctic (Walker et al., 2002).

The most dominant plants were lichens (mainly *Cladina* species) which covered approximately 80% of the soil surface. Mosses had approximately 20% and vascular plants already more than 50% soilcover. The site had 10 vascular plants species with individuals from dwarf shrubs, herbs, sedges and grasses. All plant species of the investigation area are listed in Table 2.

The major soil type of the site was a gleyic cryosol (classification according to the FAO, 1998) characterized by cryoturbation and permafrost, which thawing depth was maximal 72cm in the end of August 2006.

According to the climate station of Airport Yamburg mean annual air temperature over the last 20 years is -7,7°C, mean July air temperature 13,8°C. As current precipitation data were not available, mean annual precipitation according to Stolbovoi and McCallum (Stolbovoi and McCallum, 2002) is around 370mm.

Mean July soil temperature were measured by ourselves at 5cm depth by temperature loggers (TidBits, Onset) and averages 2,7°C. These data are from the year 2005 as there are more data available (Table 2).

Warming experiment

The analysis is based on a short-term warming experiment in which hexagonal "open top chambers" (OTCs) were used. Five chambers, each 55cm high, with a diameter of 1,4m and a surface area of around 1,3 m², were set up in the year 2001 and left there in place throughout

the next 5 years. For each of these, a control plot (without experimental warming) was established. A comparable vegetation state was emphasized.

Through better protection against environmental influences the used chambers increased soil temperature by approximately 1.5°C, monitored by using data loggers (TidBits, Onset).

Experimental design

For biomass investigations of higher plants we divided the plots, OTCs as well as controls, into halves. One half we again divided into 4 subareas (3 edges and one middle part). In the end we decided to take just the middle part of each plot to exclude negative effects of the greenhouses (many plants in the edges were squeezed and burned) as good as possible. For cryptogam biomass, two subsamples, each 10 to 10 cm, of each plot and for root biomass two subsamples of 15x15x15 cm of three control and three warmed plots were taken. The harvest took place between 13. to 17. august 2006.

Plant biomass and growth

We harvested all higher plants of the subareas with garden scissors by clipping them until the soil surface and separated them by subplot, by species, and even more exacting by tissues (stems, leaves, flowers and fruits). Cryptogams were separated into mosses alive, lichens alive, dead cryptogams and litter. Roots were washed and like all other samples weighed after oven-drying at 60°C.

All dry weights were finally calculated in g per m², for each tissue of each species, for each species, in summarized functional groups and total biomass (Table 3).

In the initial year 2001, no biomass was taken but vegetation cover was described. So, as both data sets were available of the year 2006 we correlated these with each other and used the regression equation of each single plant species for getting biomass data for the year 2001.

Further the relative growth rate (RGR) from the initial year 2001 to the harvest year 2006, as well as the treatment effect on each plant species were calculated with these values (Table 4). The RGR with the unit g g⁻¹ a⁻¹ was calculated for OTCs and control plots by the formula

$$RGR = (W_2 - W_1 / W_1) / t$$

In which W_1 and W_2 is the biomass of the particular species in the years 2001 and 2006, respectively. The term t is the timespan of the experiment, in this case t has the value 5, as the experiment took place over 5 years.

The treatment effect reflects the mean percental biomass increase or decrease per year in warmed plots relating to the control plots. This was calculated by the formula

$$Treamtent\ effect = (RGR_{otc} - RGR_{con}) / (RGR_{con} + 1) * 100$$

Which resulted from the formula:

$$Treamtent\ effect = (RGR_{otc} + 1) - (RGR_{con} + 1) / (RGR_{con} + 1) * 100,$$

in which the relativ growth rate of control as well as warmed plots was added plus 1 for getting the relative weight after one year of growth.

Biometry

We measured both, the leaflength of graminoids and bushes as well as the length of new sprouts of the bushes in mm and counted the amount of leaves of new sprouts, 20 times at randomly chosen individuals.

Then we clipped all leaves and scanned 20 of the biggest and 80 of middle-sized leaves. These were dried and weighed separately from all other leaves to estimate the overall leaf area and calculating the Leaf Area Index (LAI, m² leaf area per m² ground surface) in the plots.

Nutrients

After drying and weighing, all subsamples of plants were carefully grounded for determination of total N and C by IR-MS. Measured data were finally calculated in amounts per m² and per dry weight, for each tissue of each species, for each species and in summarized functional groups. Additionally the C/N ratio was measured. Data for all single species are shown in Table 3.

Vegetation cover

The vegetation coverage of each plant species of OTCs as well as of control plots was described in % coverage. Once in the initial year 2001, and again after 5 years in 2006 (Table 2).

Environmental measurements

The thawing depth of permafrost was measured in cm by inserting a metal rod into the ground until the frozen layer was reached, at least 3 times a plot. This was done in the end of july, and a second time in the end of august.

Statistics

Differences between warmed and control plots were testet by using one-way analysis of variance (ANOVA, multiple range test, Scheffe Test). Differences between mean values are discussed on significance at the p<0.1 level. This high level was chosen because of the small

sample size ($n = 5$) and the large variance associated with biomass data of just small area (the middle-part of plots). All statistical analyses were performed using *Statgraphics Plus 5.0*. The results were summarized using vertical bar charts or scatter diagrams with mean values and standard error, using the graphing program *Sigmaplot 10.0*.

Results

The experimental site near Yamburg in Northwestern Siberia, exhibited very high temperatures during the years of the study: according to the temperature data from the climate station at Yamburg airport, the last five years were significantly warmer than the long-term mean temperatures. While the growing season months from the last 20 years showed a mean of 10.5°C, the years 2001 to 2006 showed a value of 12.4°C (Table 1).

We altered the aboveground as well as the below ground environment by using open top chambers as a passive warming device. While the soil water content and the thawing depth of permafrost were not significantly changed, the soil temperature, especially in 5 cm depth, showed clear differences. Warming treatment caused a mean annual soil temperature increase of about 1°C and 0.1°C in the years 2005 and 2006, respectively. Higher and less variable temperatures occurred at the soil surface and at 5 cm depth and was most pronounced during the winter months. The vegetation period in the warmed plots had fewer days with temperatures over 0°C, than the control plots, which can be attributed to the fact that the chambers were left in place throughout the year and may have acted as snow traps in the winter. This also led to the strongly enhanced winter temperatures in soils under OTCs.

Plant Community

Warming experiments can only cover a small area. Since arctic ecosystems are very heterogenous it is difficult to find exactly the same starting points. To achieve comparable results and to avoid systematic errors, there was a need of description of the initial state. Therefore an indirect method for estimating the initial biomass was chosen, as biomass harvest is a destructive method. An exact vegetation description of each experimental plot was made in the year 2001 (Table 2) and the relative growth rate (RGR) was reproduced (see Material & Methods).

Initially, 10 vascular plants species and 19 cryptogam species were described at the field site. Even though no change in the species composition could be recognized after 5 years, a clear shift in species abundances was observed. The total coverage of vascular plants increased from initially less than 30%, to over 50% coverage per area, in control plots as well as warmed plots. Mostly two shrub species were responsible for that, *Betula nana*, which was

already dominant in initial control plots, and *Ledum decumbens*, which initially dominated the warmed plots.

Biomass

The comparison of total aboveground plant biomass of the treated and the untreated plots gave no clear result over the effect of warming (Fig.1). The aboveground plant biomass of the control plots showed a total of over 1350 grams per squaremeter, while the plots after 5 years of warming treatment showed a total of 200 grams per squaremeter less (Table 3). None of the results were significant, also when based on initial biomass. The relative increase of plant biomass per year, which was almost 70 milligrams per gram dry weight higher in the untreated than in the warmed plots, resulted into a negative treatment effect of -5% (Table 4).

But a significant biomass increase ($p=0.01$ and $p=0.08$) after 5 years could be observed when looking at the change of total aboveground biomass of control plots and warmed plots separately.

By taking a closer look on the level of functional groups, all groups beside the evergreen shrubs decreased in the warmed plots compared to the untreated ones, but only deciduous shrubs and mosses significantly (Fig.2).

There are two outstanding plant species behind this pattern of response, *Betula nana*, a deciduous shrub, and *Ledum decumbens*, an evergreen shrub. While *Betula nana* showed in the year 2006 over 160 grams per squaremeter more in the control than in the warmed plots, *Ledum decumbens* had a higher absolute biomass of over 165 grams per squaremeter in the warmed in contrast to the untreated plots (Table 3). This led to opposite significant responses of these two plants when comparing OTCs with the control plots. But the relative treatment effect was positive for both plants, in contrast to all the other plant species (Table 4).

Biometry

Biometrical traits seemed to be very variable affected by the warming. The total leaf area index showed, as total aboveground biomass did, a trend to decrease in the warmed plots (Fig.3). A significant difference was seen at the group of deciduous plants ($p=0.04$), here again mostly caused by *Betula nana* ($p=0.06$).

Significant decrease in the length of new sprouts were measured on the evergreens ($p=0.05$) in the warmed plots only.

The comparison of the most responsive plants, *Betula* and *Ledum*, showed again a response in opposite directions, but it was not significant. *Betula nana* reacted with a decrease in leaf size with a smaller number of leaves per new shoot with the warming, while *Ledum decumbens* tended to increase its number of leaves per new shoot as well as their size (Fig.4).

Nutrients

The amounts of carbon as well as of nitrogen of the vegetation per squaremeter showed the same pattern as biomass did. All functional groups except the evergreen shrubs had lower nutrient amount in the warmed plots. Deciduous shrubs and mosses were effected significantly in their carbon content ($p=0,08$ and $p=0,07$) as well as their nitrogen content ($p=0,05$ and $p=0,099$).

Again *Betula nana* and *Ledum decumbes* showed in the nutrient's content per area the same response pattern as their functional groups did. While *Betula nana* had significantly higher C and N contents in all tissues in control plots, for *Ledum decumbens* significance could be measured only in the stems and the plant as a whole (Table 3).

Nutrient amount per gram dry weight showed a different picture. While the C content, for the single functional groups, was more or less the same in treated as in untreated plots, nitrogen obviously decreased in shrubs of the warmed plots, most significantly for the evergreens (Fig.5a). This resulted in a higher C/N ratio of total aboveground biomass, especially of the shrub biomass of the OTCs (Fig.5b). The same pattern of lower N content and higher C/N ratio could also be seen at *Betula nana* and *Ledum decumbens* (Fig.6).

Discussion

Our hypothesis that warming will (a) cause higher nutrient availability and therefore increase total aboveground biomass, especially of fast growing vascular plants, and (b) will consequently cause a decrease of non-vascular plants by shading, could not fully be verified. The vascular plant biomass increased but was due to mainly two species, *Betula nana* and *Ledum decumbens*. The expected lichen decline was not detected but mosses were strongly negatively affected (also shown by Jonsdottir et al., 2005). Callaghan et al. (1999) suggested that a decrease of mosses was due to drier conditions in open top chambers in summer months, but in this study no significant differences in soil water content could be seen (see Results). Another reason for the mosses decline might have been a negative influence of higher plant leaf area (LAI) of shading of vascular plants. On the other hand lichens didn't show a response to the increased leaf area of higher plants, which may have been caused by the initially low shrub biomass which increased after 5 years of warming just marginally. This is in contrast to many other studies (Chapin et al., 1995; Wahren et al., 2005; Walker et al., 2006), in which lichens as well as mosses declined, mainly due to shading and the burial by vascular plant litter.

Of all vascular plant species, only the deciduous shrub *Betula nana* and the evergreen shrub *Ledum decumbens* showed a positive treatment effect, while especially *Calamagrostis lapponica* and both *Vaccinium* species showed a negative relative growth rate when temperature was increased (Table 4). But as *Betula nana* and *Ledum decumbens* were responsible for the response pattern of their functional groups, this led into an overall biomass increase of vascular plants. As they were the biggest plants in size, they might have had some advantage in growth response to warming. Furthermore have they initially been the most abundant vascular plants (Table 2). This confirms earlier manipulation studies (Chapin et al., 1995; Press et al., 1998; Shaver et al., 2001; Wahren et al., 2005), in which the dominance of the most abundant species further increased, while initially less abundant species showed a decrease. The high responsiveness to warming by an increased relative growth rate (Table 4), especially of *Betula nana* (Chapin et al., 1995; Chapin and Shaver, 1996; Wahren et al., 2005) but also of *Ledum decumbens* (Chapin et al., 1995; Chapin and Shaver, 1996) is well known.

But the stimulation of *Betula nana* and *Ledum decumbens* couldn't be fully counterbalanced by the decline of the other plant species, particularly of cryptogams. Cryptogams, especially lichens are slow growing plants, but nevertheless they represented the main part of plant

biomass of this plant community. So warming treatment didn't result in a significant increase or decrease of the total aboveground biomass (Fig.1).

While other studies reported an increase in total aboveground biomass with warming treatment (Van Wijk et al., 2003), Chapin et al. (1995) reported also biomass compensation and even a small decline at ecosystem level caused by opposite responses of individual plant species to warming. This species-specific response pattern is not unusual (Henry and Molau, 1997; Press et al., 1998) but mostly occurring in short-term studies and therefore no good predictors of long-term effects of increased warming.

One reason for the lack of a response to the warming was assumed to be the limitation by nutrient supply rather than by temperature (Chapin et al., 1995). Another possible reason for this compensation at the ecosystem level could be that temperatures in the open top chambers were too high. As the temperatures of the years in which the experiment took place (2001-2006) showed a mean about 2°C higher than the long-term average (Table 1), even additional warming by using open top chambers might have been therefore not supporting anymore. Less moisture in open top chambers might have even enforced this negative effect, especially for mosses.

The chambers acted in winter as snow traps, and were accumulating an insulating snow cover. In other studies (Sturm et al., 2005; Wahren et al., 2005) the insulating snow cover increased the N mineralization and offset the negative effects of a shorter vegetation period, thereby causing a positive influence on the plant growth. In our study no such compensating effects could be recognized.

Betula nana and *Ledum decumbens* were the only plant species which showed a positive treatment effect by increasing their relative growth rate (Table 4). They seem to have a quite high plasticity compared to other plant species. They increased their biomass but not their nitrogen content, leading to a higher C/N ratio in warmed plots (Fig 6.b). The response pattern of these plants could again be seen at the functional group level (Fig 5.b). As the plants increased their biomass, the nitrogen content may have been diluted as there might have been too less nitrogen available in the soil. But the plants plasticity is limited and if the mineralization will not be stimulated by warming, plant growth will further be limited by nutrient availability.

In most manipulation studies (Chapin et al., 1995; Hobbie, 1996; Dormann and Woodin, 2002; Van Wijk et al., 2003), increased nitrogen mineralization and availability is considered as a major driver for future change in arctic vegetation and vice versa.

But if the microbial activity and furthermore the nutrient mineralization will be increased by warming, a plants potential for biomass increase will depend on its ability for nitrogen competition and use for biomass production (Nordin et al., 1998). Especially deciduous shrubs are expected to have advantages, as they can use nutrients more efficiently and faster and have a higher production to biomass ratio (Chapin et al., 1995; Van Wijk et al., 2003; Wahren et al., 2005). Among the deciduous shrubs, *Betula nana* is often reported to be the most responsive one to warming (Chapin et al., 1995; Hobbie, 1996; Van Wijk et al., 2003; Wahren et al., 2005).

On the other hand, cryptogams were seen to decrease with increased temperature, seeming to be a victim of vascular plant cover increase (Cornelissen et al., 2001).

Such changes in plant community composition may influence the nutrient and carbon cycling in the tundra soil, by altering litter chemistry, and thus decomposition and mineralization which may then feed back on nutrient availability (e.g. Hobbie, 1996; Henry and Molau, 1997; Weintraub and Schimel, 2005; e.g. Aerts et al., 2006; Cornelissen et al., 2007; Dorrepaal, 2007). While the decomposition of cryptogams, especially of lichens, is very slow due to the high C content, the deciduous shrubs produce high quality leaf litter. Thereby deciduous shrubs stimulate the decomposition even further and create a positive feedback loop. On the other hand they have, as they are woody species, the ability to increase the C storage (Hobbie, 1996; Weintraub and Schimel, 2005).

Taken together an effect of increased temperature on the growth of tundra plants is obvious. Experimental warming stimulated only the growth of several sub-dominant vascular species (deciduous shrubs). In contrast less abundant species were negatively effected. The decrease of dominating cryptogams could be fully counterbalanced by the increase of shrubs at the ecosystem level. Such a shift in dominance may have far-reaching effects. Particularly the loss of cryptogams would have strong consequences. They stabilise the soil surface, avoid erosion, create a safe sites for seed development and can be important for nitrogen fixation. Further have mosses a big influence on soil temperature and soil moisture by insulating the permafrost, and lichens are further important for grazers like the ren deers (Press et al., 1998; Cornelissen et al., 2001; Aerts et al., 2006).

References:

- ACIA (2004) Arctic Climate Impact Assessment: Scientific Report. Cambridge University Press, New York
- Aerts R, Cornelissen JHC, Dorrepaal E (2006) Plant performance in a warmer world: General responses of plants from cold, northern biomes and the importance of winter and spring events. *Vegetatio* 182: pp 65-77
- Arft AM, Walker MD, Gurevitch J, Alatalo JM, Bret-Harte MS, Dale M, Diemer M, Gugerli F, Henry GHR, Jones MH, Hollister RD, Jonsdottir IS, Laine K, Levesque E, Marion GM, Molau U, Molgaard P, Nordenhall U, Raszhivin V, Robinson CH, Starr G, Stenstrom A, Stenstrom M, Totland O, Turner PL, Walker LJ, Webber PJ, Welker JM, Wookey PA (1999) Responses of tundra plants to experimental warming: Meta-analysis of the international tundra experiment. *Ecological Monographs* 69:pp 491-511
- Callaghan TV, Press MC, Lee JA, Robinson DL, Anderson CW (1999) Spatial and temporal variability in the responses of Arctic terrestrial ecosystems to environmental change. *Polar Research* 18: pp 191-197
- Chapin FS, Shaver GR (1996) Physiological and growth responses of arctic plants to a field experiment simulating climatic change. *Ecology* 77: pp 822-840
- Chapin FS, Shaver GR, Giblin AE, Nadelhoffer KJ, Laundre JA (1995) Responses Of Arctic Tundra To Experimental And Observed Changes In Climate. *Ecology* 76: pp 694-711
- Cornelissen JHC, Callaghan TV, Alatalo JM, Michelsen A, Graglia E, Hartley AE, Hik DS, Hobbie SE, Press MC, Robinson CH, Henry GHR, Shaver GR, Phoenix GK, Jones DG, Jonasson S, Chapin FS, Molau U, Neill C, Lee JA, Melillo JM, Sveinbjornsson B, Aerts R (2001) Global change and arctic ecosystems: is lichen decline a function of increases in vascular plant biomass? *Journal of Ecology* 89: pp 984-994
- Cornelissen JHC, van Bodegom PM, Aerts R, Callaghan TV, van Logtestijn RSP, Alatalo J, Chapin FS, Gerdol R, Gudmundsson J, Gwynn-Jones D, Hartley AE, Hik DS, Hofgaard A, Jonsdottir IS, Karlsson S, Klein JA, Laundre J, Magnusson B, Michelsen A, Molau U, Onipchenko VG, Quested HM, Sandvik SM, Schmidt IK, Shaver GR, Solheim B, Soudzilovskaia NA, Stenstrom A, Tolvanen A, Totland O, Wada N, Welker JM, Zhao XQ, Team MOL (2007) Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes. *Ecology Letters* 10: pp 619-627
- Dormann CF, Woodin SJ (2002) Climate change in the Arctic: using plant functional types in a meta-analysis of field experiments. *Functional Ecology* 16: pp 4-17

- Dorrepaal E (2007) Are plant growth-form-based classifications useful in predicting northern ecosystem carbon cycling feedbacks to climate change? *Journal of Ecology* 95: pp 1167-1180
- Euskirchen ES, McGuire AD, Kicklighter DW, Zhuang Q, Clein JS, Dargaville RJ, Dye DG, Kimball JS, McDonald KC, Melillo JM, Romanovsky VE, Smith NV (2006) Importance of recent shifts in soil thermal dynamics on growing season length, productivity, and carbon sequestration in terrestrial high-latitude ecosystems. *Global Change Biology* 12: pp 731-750
- FAO, Food and Agriculture Organization of the United Nations (1998) World reference base for soil resources. Rome, Italy
- Henry GHR, Molau U (1997) Tundra plants and climate change: the International Tundra Experiment (ITEX). *Global Change Biology* 3: pp 1-9
- Hobbie SE (1996) Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. *Ecological Monographs* 66: pp 503-522
- Hollister RD, Webber PJ, Bay C (2005) Plant response to temperature in Northern Alaska: Implications for predicting vegetation change. *Ecology* 86: pp 1562-1570
- Hollister RD, Webber PJ, Nelson FE, Tweedie CE (2006) Soil thaw and temperature response to air warming varies by plant community: Results from an open-top chamber experiment in northern Alaska. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 38: pp 206-215
- IPCC (2007) Intergovernmental Panel on Climate Change 2007: Synthesis Report; The Physical Science Basis, Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment. Cambridge University Press
- Jonsdottir IS, Magnusson B, Gudmundsson J, Elmarsdottir A, Hjartarson H (2005) Variable sensitivity of plant communities in Iceland to experimental warming. *Global Change Biology* 11: pp 553-563
- Nadelhoffer KJ, Shaver GR, Giblin A, Rastetter EB (1997) Potential Impacts of Climate Change on Nutrient Cycling, Decomposition, and Productivity in Arctic Ecosystems. In WC Oechel, T Callaghan, T Gilmanov, JI Holten, B Maxwell, U Molau, B Sveinbjörnsson, eds, *Ecological Studies* 124, "Global Change and Arctic Terrestrial Ecosystems". Springer-Verlag, New York, pp 349-364
- Nordin A, Nasholm T, Ericson L (1998) Effects of simulated N deposition on understorey vegetation of a boreal coniferous forest. *Functional Ecology* 12: pp 691-699
- Press MC, Potter JA, Burke MJW, Callaghan TV, Lee JA (1998) Responses of a subarctic dwarf shrub heath community to simulated environmental change. *Journal of Ecology* 86: pp 315-327

- Rowntree P (1997) Global and Regional Patterns of Climate Change: Recent Predictions for the Arctic. *In* WC Oechel, T Callaghan, T Gilmanov, JI Holten, B Maxwell, U Molau, B Sveinbjörnsson, eds, *Ecological Studies* 124, "Global Change and Arctic Terrestrial Ecosystems". Springer-Verlag, New York, pp 82-109
- Rustad LE, Campbell JL, Marion GM, Norby RJ, Mitchell MJ, Hartley AE, Cornelissen JHC, Gurevitch J (2001) A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia* 126: pp 543-562
- Shaver GR, Bret-Harte SM, Jones MH, Johnstone J, Gough L, Laundre J, Chapin FS (2001) Species composition interacts with fertilizer to control long-term change in tundra productivity. *Ecology* 82: pp 3163-3181
- Shaver GR, Canadell J, Chapin FS, Gurevitch J, Harte J, Henry G, Ineson P, Jonasson S, Melillo J, Pitelka L, Rustad L (2000) Global warming and terrestrial ecosystems: A conceptual framework for analysis. *BioScience* 50: pp 871-882
- Shaver GR, Chapin FSI (1980) Response to fertilization by various plant growth forms in an Alaskan tundra: nutrient accumulation and growth. *Ecology* 61: p.662-675
- Stolbovoi V, McCallum I (2002) Land resources of Russia (CD).
- Sturm M, Racine C, Tape K (2001) Climate change - Increasing shrub abundance in the Arctic. *Nature* 411: pp 546-547
- Sturm M, Schimel J, Michaelson G, Welker JM, Oberbauer SF, Liston GE, Fahnestock J, Romanovsky VE (2005) Winter biological processes could help convert arctic tundra to shrubland. *BioScience* 55: pp 17-26
- Tape K, Sturm M, Racine C (2006) The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic. *Global Change Biology* 12: pp 686-702
- Van Wijk MT, Clemmensen KE, Shaver GR, Williams M, Callaghan TV, Chapin FS, Cornelissen JHC, Gough L, Hobbie SE, Jonasson S, Lee JA, Michelsen A, Press MC, Richardson SJ, Rueth H (2003) Long-term ecosystem level experiments at Toolik Lake, Alaska, and at Abisko, Northern Sweden: generalizations and differences in ecosystem and plant type responses to global change. *Global Change Biology* 10: pp 105-123
- Wahren CHA, Walker MD, Bret-Harte MS (2005) Vegetation responses in Alaskan arctic tundra after 8 years of a summer warming and winter snow manipulation experiment. *Global Change Biology* 11: pp 537-552
- Walker M (1995) Patterns and Causes of Arctic Plant Community Diversity. *In* FSI Chapin, C Körner, eds, *Ecological Studies* 113, „Arctic and Alpine Biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem Consequences". Springer Verlag, pp 3- 21

- Walker MD, Wahren CH, Hollister RD, Henry GHR, Ahlquist LE, Alatalo JM, Bret-Harte MS, Calef MP, Callaghan TV, Carroll AB, Epstein HE, Jonsdottir IS, Klein JA, Magnusson B, Molau U, Oberbauer SF, Rewa SP, Robinson CH, Shaver GR, Suding KN, Thompson CC, Tolvanen A, Totland O, Turner PL, Tweedie CE, Webber PJ, Wookey PA (2006) Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *PNAS* 103: pp 1342-1346
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin JM, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: pp 389-395
- Weintraub MN, Schimel JP (2005) Nitrogen cycling and the spread of shrubs control changes in the carbon balance of arctic tundra ecosystems. *BioScience* 55: pp 408-415

Table 1:

Climate, soil and vegetation characteristics for the study site, Yamburg,
Taszkovsky peninsula, Western Siberia (67°56'11" N, 74°51'51" E)

Climate	1986-2006	2001-2006
Annual temperature (°C) ¹⁾	-7,7	-7,4
Temperature of growing season (°C) ¹⁾	10,5	12,4
July temperature (°C) ¹⁾	13,8	14,2
February temperature (°C) ¹⁾	-24,5	-25
Annual precipitation (mm) ²⁾	370	
Soil		
Annual soil temperature (°C) ³⁾	-3,2	
July soil temperature (°C) ³⁾	2,7	
Soil type ⁴⁾	Gleyic cryosol	
Maximal thaw depth of permafrost (cm) ⁵⁾	72	
Vegetation		
Vegetation zone ⁶⁾	Southern tundra zone	
Vegetation type ⁶⁾	Lichen-rich dwarf-shrub tundra	
Dominant vascular species	Betula nana	
	Ledum decumbens	
Dominant cryptogam species	Cladina mitis	
	Cladina rangiferina	
No. Species	10 vascular plant species	
	19 non-vascular plant species	

¹⁾ Means for the years 1986-2006 and 2001-2006; Climate Station Yamburg Airport

²⁾ Stolbovoi & McCallum (2002)

³⁾ Means for 2005 of 5 cm soil depth

⁴⁾ Soil classification according to the WRB (World Reference Base for Soil Resources, FAO 1998)

⁵⁾ Measured in the end of August 2006

⁶⁾ Walker et al. (2002)

Table 2:

List of Plant Species occurring at the Field Site in Yamburg and % Coverage of the Initial Vegetation in 2001

Layer	Species	Family	% Initial Plant Coverage
c	<i>Betula nana</i>	Betulaceae	8
c	<i>Calamagrostis lapponica</i>	Poaceae	3
c	<i>Carex ensifolia</i>	Cyperaceae	3
c	<i>Empetrum nigrum</i>	Ericaceae	2
c	<i>Eriophorum vaginatum</i>	Cyperaceae	+
c	<i>Ledum decumbens</i>	Ericaceae	9
c	<i>Pedicularis labradorica</i>	Scrophulariaceae	+
c	<i>Salix phylicifolia</i>	Salicaceae	+
c	<i>Vaccinium uliginosum</i>	Erciaceae	5
c	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	Erciaceae	4
d	<i>Aulacomnium palustre</i>	Aulacomniaceae	+
d	<i>Aulacomnium turgidum</i>	Aulacomniaceae	1
d	<i>Dicranum elongatum</i>	Dicranaceae	12
d	<i>Hylocomium splendens</i>	Hylocomiaceae	+
d	<i>Polytrichum juniperinum</i>	Polytrichaceae	2
d	<i>Racomitrium canescens</i>	Grimmiaceae	+
d	<i>Alectoria nigricans</i>	Alectoriaceae	2
d	<i>Alectoria ochroleuca</i>	Alectoriaceae	5
d	<i>Cetraria cucullata</i>	Parmeliaceae	9
d	<i>Cetraria laevigata</i>	Cladoniaceae	6
d	<i>Cetraria nivalis</i>	Cladoniaceae	+
d	<i>Cladina arbuscula</i>	Cladoniaceae	3
d	<i>Cladina mitis</i>	Cladoniaceae	26
d	<i>Cladina rangiferina</i>	Cladoniaceae	27
d	<i>Cladina stellaris</i>	Cladoniaceae	+
d	<i>Cladonia</i> sp.	Cladoniaceae	11
d	<i>Peltigera aphthosa</i>	Peltigeraceae	+
d	<i>Peltigera</i> sp.	Peltigeraceae	+
d	<i>Thamnolia vermicularis</i>	Imadophilaceae	3

Table 3:
Effects of 5 years warming by means of "open top chambers" (OTCs) on plant biomass and nutrient content of plants *** p<0,01 ** p<0,05 *p<0,1

Species	Tissue	Biomass			N			C		
		Control	OTC		Control	OTC		Control	OTC	
		(g m ⁻²)	(g m ⁻²)		(g m ⁻²)	(g m ⁻²)		(g m ⁻²)	(g m ⁻²)	
Deciduous Shrubs										
<i>Betula nana</i>	leaves	30,0	8,47	*	0,56	0,14	*	14,9	4,30	*
	stems	174,8	36,3	*	1,37	0,29	*	91,5	19,1	*
	total	205,7	44,8	*	1,94	0,43	*	106,7	23,4	*
<i>Salix phylicifolia</i> ₁₎	leaves	9,71	4,26		0,14	0,05		4,59	2,06	
	stems	17,2	15,5		0,14	0,08		8,33	7,67	
	total	26,9	19,8		0,28	0,13		12,9	9,73	
<i>Vaccinium uliginosum</i>	leaves	5,08	6,28		0,08	0,08		2,52	3,29	
	stems	21,1	35,7		0,17	0,28		10,3	18,6	
	total	26,1	42,0		0,25	0,36		12,8	21,9	
Evergreen Shrubs										
<i>Ledum decumbens</i>	leaves	20,5	71,0		0,25	0,76		10,7	37,3	
	stems	30,5	143,7	*	0,20	0,86	*	15,6	74,5	**
	total	51,0	216,9	*	0,45	1,64		26,3	112,9	*
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	leaves	19,9	2,18		0,15	0,01		9,91	1,07	
	stems	10,9	0,77		0,07	0,01		5,25	0,38	
	total	30,8	2,95		0,22	0,02		15,2	1,44	
Graminoids										
<i>Calamagrostis lapponica</i>	green leaves	6,46	4,80		0,09	0,06		2,67	2,02	
<i>Carex ensifolia</i>	green leaves	7,90	5,66		0,12	0,08		3,45	2,54	
<i>Eriophorum vaginatum</i> ₁₎	green leaves	1,98	2,65		0,02	0,01		0,84	1,02	
Higher Plants (total)		261,8	206,3		2,47	1,71		132,9	106,5	
Cryptogams										
<i>Lichens</i>		933,8	876,5		2,98	2,57		400,9	372,3	
<i>Mosses</i>		155,7	69,7	*	1,20	0,52	*	69,7	30,7	*
Cryptogams (total)		1089,5	946,2		4,18	3,09	*	470,5	403,0	
Aboveground Biomass (total)		1352,9	1152,5		6,66	4,79	*	604,3	509,4	
Roots		1184,5	1340,8		9,65	8,07		532,0	536,1	
Total Biomass		2584,0	2578,4		17,4	12,9		1165,8	1076,7	
Dead material										
<i>DSBM</i>		32,7	31,4		0,22	0,19		13,6	13,2	
<i>Litter</i>		104,8	74,2		1,11	0,64		58,0	35,9	
<i>Dead Lichens + Mosses</i>		1357,6	1078,2		8,04	6,07		579,9	457,3	

₁₎ for *Salix phylicifolia* and *Eriophorum vaginatum* no significances could be calculated as there are too less data available

Table 4:

Means of Relative Growth Rate (RGR) of Plant Biomass per year Warming and the Relative Treatment Effect (per gram Dry Weight)

Species	Relative Growth Rate 2001-2006		Treatment Effect
	Control (g g ⁻¹ a ⁻¹)	OTC (g g ⁻¹ a ⁻¹)	%
Betula nana	0,208	0,332	+10
Calamagrostis lapponica	0,413	0,162	-18
Carex ensifolia	0,116	0,097	-2
Ledum decumbens	0,192	0,407	+18
Vaccinium uliginosum	0,194	-0,006	-17
Vaccinium vitis-ideae	0,226	0,074	-13
Mosses	0,011	-0,076	-9
Lichens	0,104	0,079	-2
Mean Aboveground Biomass	0,171	0,107	-5

Negative values mean a decrease in plant biomass by warming.

Caused by a lack of data, for Eriophorum vaginatum, Empetrum nigrum and Salix phylicifolia no calculations could be done.

Figure Legends

Fig. 1.

Total aboveground plant biomass per m² ground area in control and warmed plots (n = 5) after 5 years. Bars are means + SE.

Fig. 2.

Aboveground plant biomass of functional groups per m² ground area in control and warmed plots (n = 5) after 5 years. Values are the mean with standard error.

Fig.3.

Total leaf area index (m² coverage per m² ground area) in control and warmed plots (n = 5) after 5 years. Values are means + SE.

Fig.4.

Biometrical traits of *Betula nana* (deciduous shrub) and *Ledum decumbens* (evergreen shrub) in control plots and after 5 years of warming (n = 5). Number of leaves per new shoot against the size of leaves. Values are means with standard error.

Fig. 5.

Data of (a) nitrogen content per gram dry weight and (b) C/N ratios of functional groups in control and warmed plots (n = 5) after 5 years. Bars are means with standard error.

Fig.6.

Data of (a) nitrogen content per gram dry weight and (b) C/N ratio of most responsive plant species *Betula nana* (deciduous shrub) and *Ledum decumbens* (evergreen shrub) in control and warmed plots (n = 5) after 5 years. Values are means with standard error.

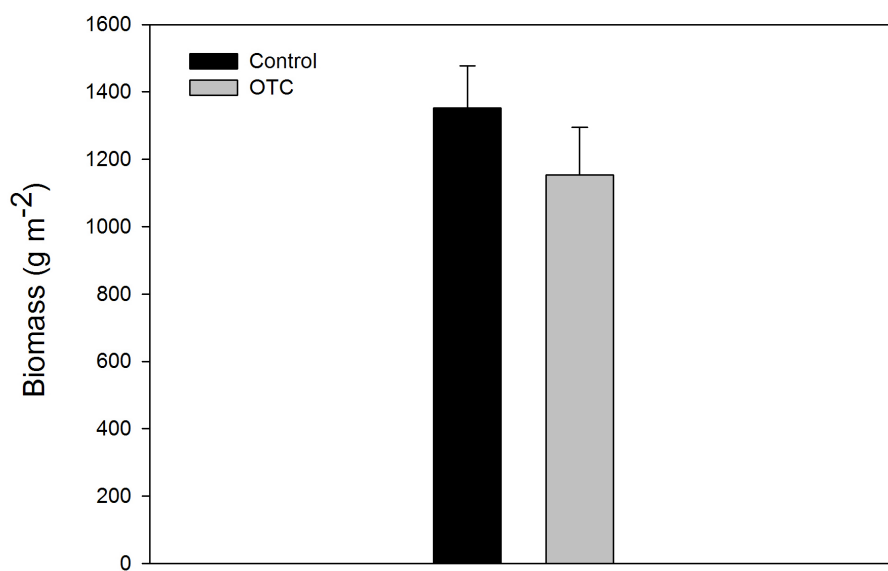
Fig.1.

Fig.2.

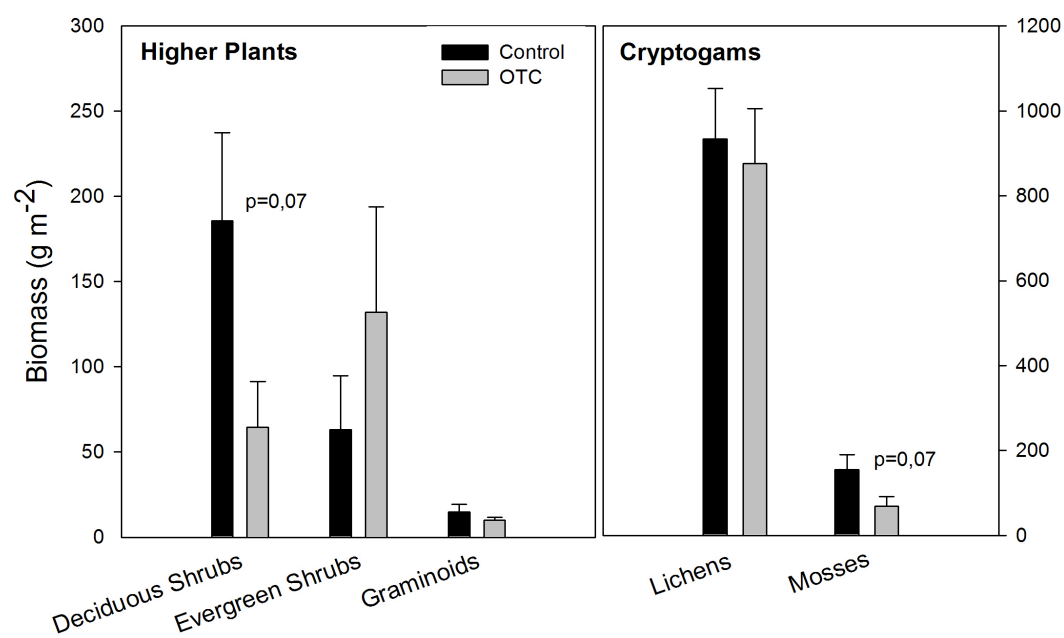


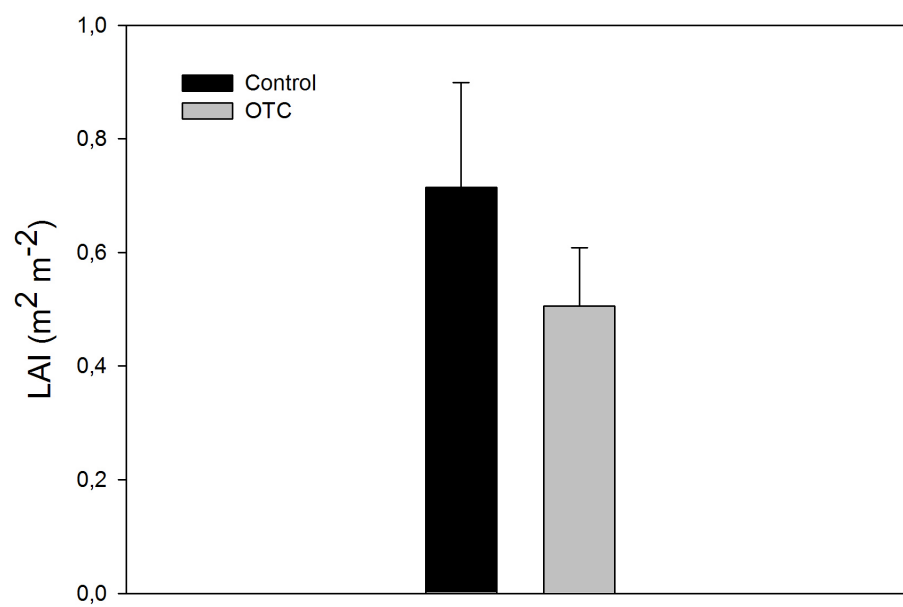
Fig.3.

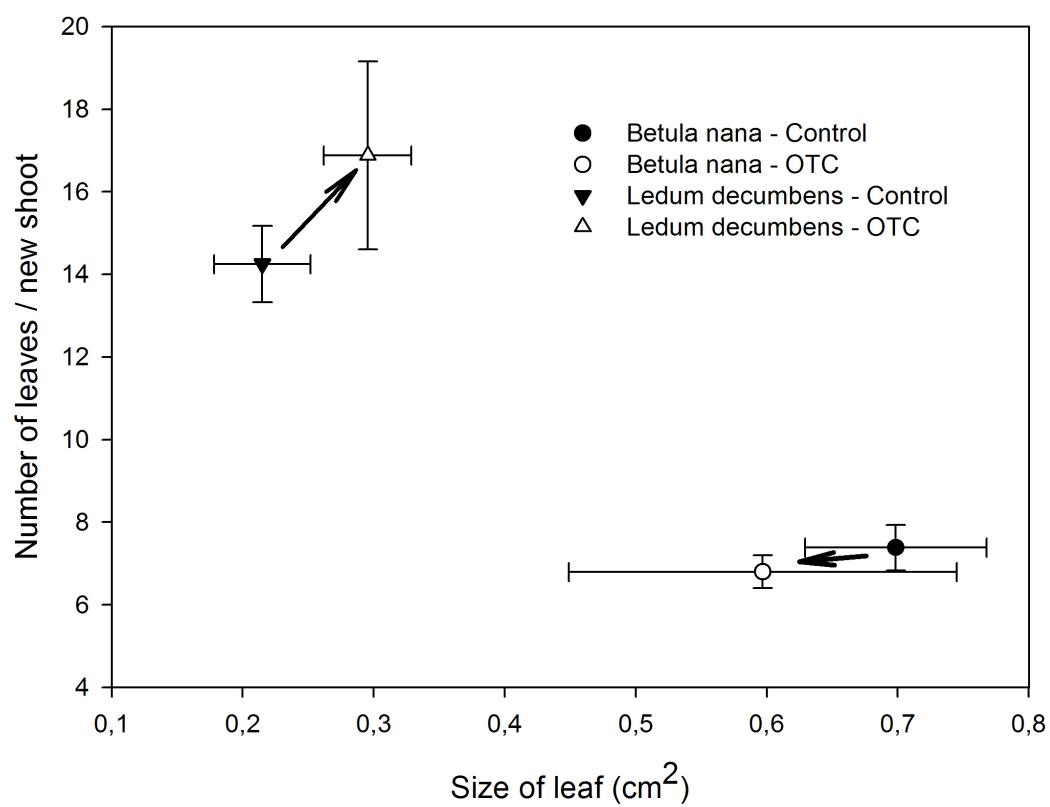
Fig.4.

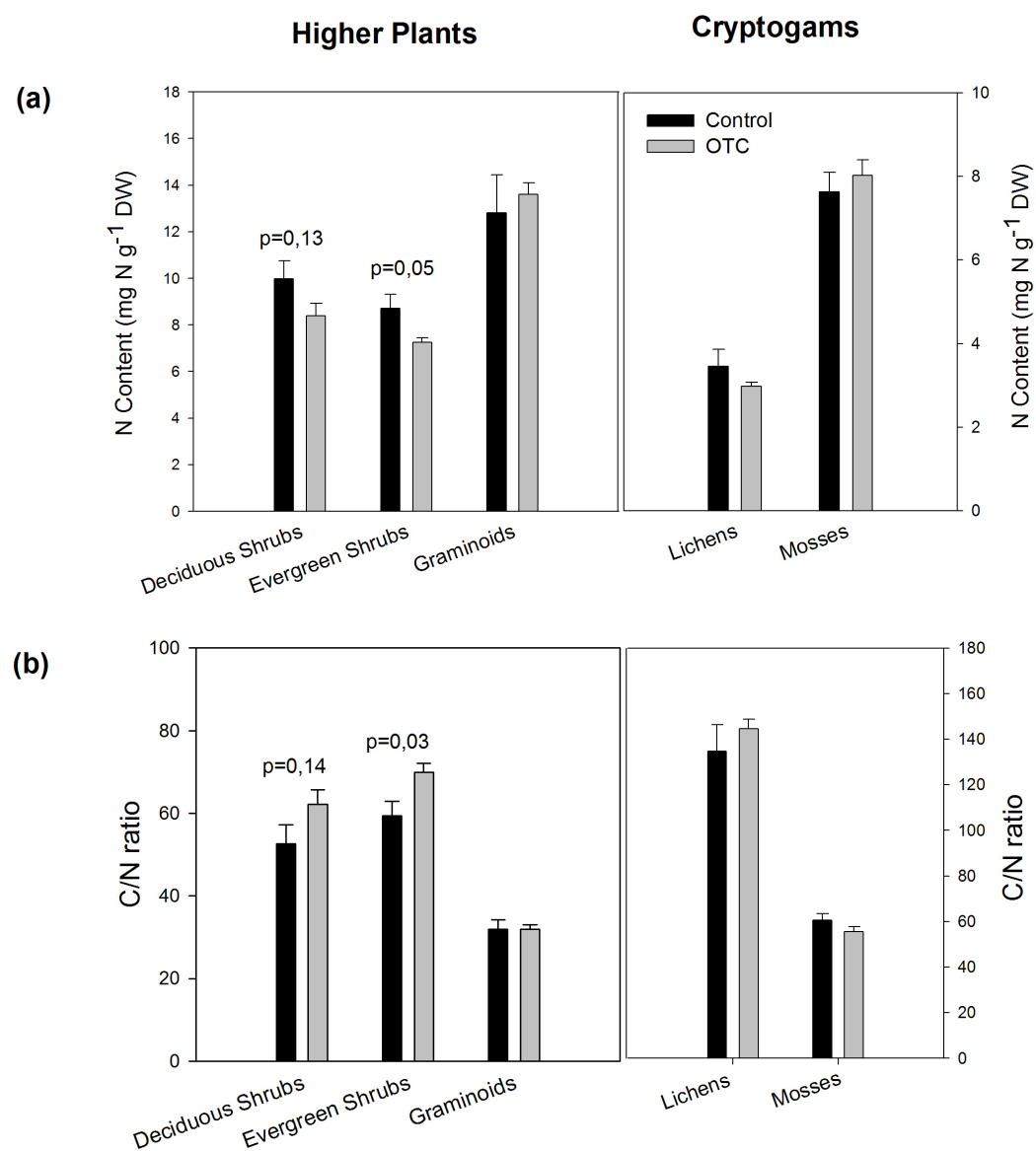
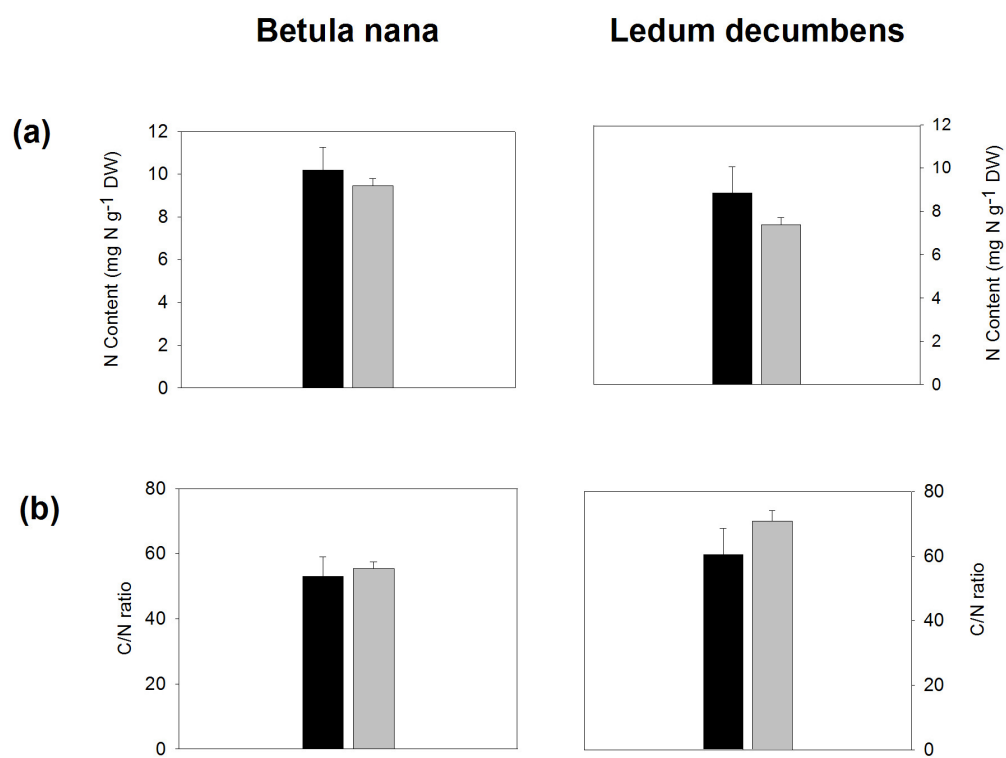
Fig.5.

Fig.6.

Zusammenfassung

Erhöhte Temperatur beeinflusste das Wachstum der Tundrapflanzen

Während die Biomasse der Gefäßpflanzen unter Erwärmung insgesamt zunimmt, zeigen die Flechten kaum eine Veränderung ihrer Biomasse, Moose jedoch eine deutliche Abnahme. Die Biomassezunahme der höheren Pflanzen ist die Folge einer Steigerung der relativen Wachstumsraten durch Temperaturerhöhung nur zweier Pflanzenarten, dem laubwerfenden Zwergstrauch *Betula nana* und dem immergrünen Zwergstrauch *Ledum decumbens*. Alle anderen höheren Arten, insbesondere *Calamagrostis lapponica* und beide *Vaccinium* Arten zeigen einen negativen Erwärmungseffekt bezüglich ihrer relativen Wachstumsrate. *Betula nana* und *Ledum decumbens* bedingen durch ihr extrem gesteigertes Wachstum auch das Wachstum ihrer jeweiligen funktionellen Gruppe. Sie konnten somit den negativen experimentellen Effekt auf die Zuwachsraten aller anderen Pflanzenarten auf ökosystemaren Niveau zwar kompensieren, dies führte jedoch nicht zu einem Anstieg der gesamten oberirdischen Biomasse. Hierzu ist die Abnahme der Kryptogamen, welche den größten Anteil der pflanzlichen Biomasse dieser Pflanzengesellschaft ausmachen, zu stark.

Ein möglicher Grund dafür könnte eine zu hohe Temperatur der erwärmten Flächen sein. Örtlichen Klimadaten zufolge zeigen gerade die Jahre während der Studie (2001-2006) in den Sommermonaten ein Temperaturmittel, welches 2°C über dem Langzeitdurchschnitt lag. Zusätzliche Temperaturerhöhung durch die experimentelle Erwärmung könnte sich so negativ auf das Wachstum ausgewirkt haben.

Erhöhte Temperatur führte zu erhöhtem C/N Verhältnis

Obwohl die Biomasse der am stärksten reagierenden Pflanzenarten, *Betula nana* und *Ledum decumbens*, durch Temperaturerhöhung deutlich erhöht wurde, zeigte der Stickstoffgehalt bezogen auf die Trockenmasse eine Abnahme. Diese Verdünnung des Stickstoffs durch hohes Wachstum führte somit zu einem Anstieg des C/N Verhältnisses von *Betula nana* und *Ledum decumbens* (laubwerfende bzw. immergrüne Zwergsträucher). Dies deutet darauf, dass es zu keiner signifikanten Erhöhung der Verfügbarkeit von Stickstoff für diese Pflanzen gekommen war.

Erhöhte Temperatur veränderte die Vegetationszusammensetzung

Die Zwergsträucher *Betula nana* und *Ledum decumbens* zeigen mit erhöhter Temperatur einen deutlichen Anstieg der Biomasse. Dieser Anstieg wird aber auf ökosystemarem Niveau durch die generelle Abnahme aller anderen Pflanzenarten kompensiert. Vor allem Kryptogame, hier besonders die Moose, nahmen gleichzeitig mit durch Temperaturanstieg erhöhtem Gefäßpflanzenvorkommen ab. Eine solche Verschiebung der Dominanz kann weit reichende Folgen haben.

Anhang

C- und N-Gehalte funktioneller Gruppen

C/N Verhältnis der Gesamtbiomasse

Biomasse, C- und N-Gehalt von *Betula nana* und *Ledum decumbens*

Auftautiefe des Permafrosts

Wassergehalt des Bodens

C, N und C/N einzelner Pflanzenarten (in Tabellenform)

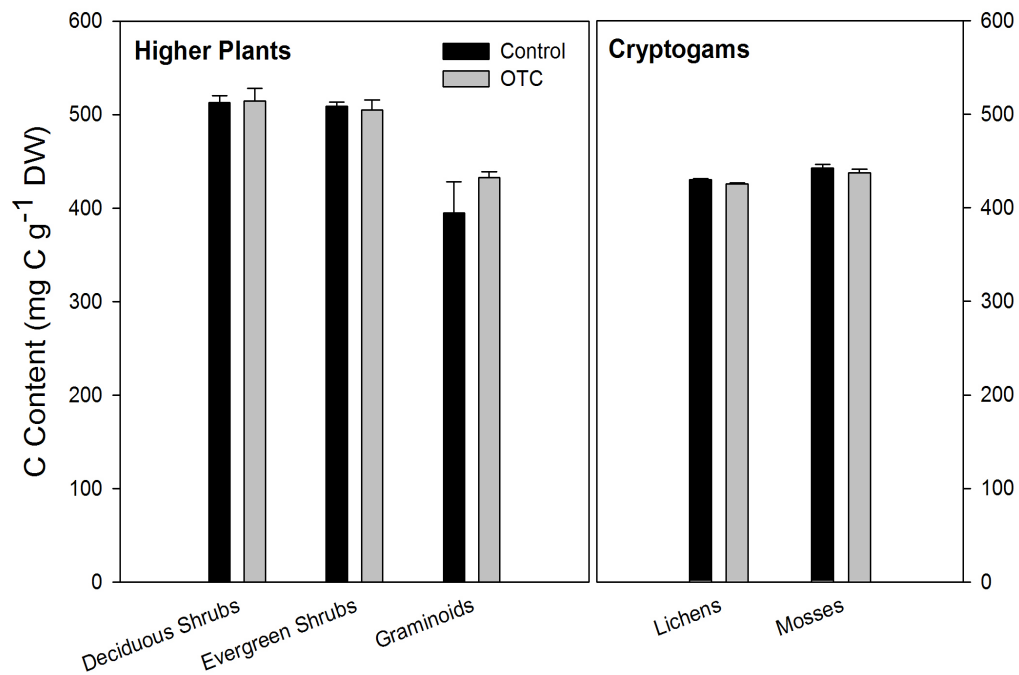


Fig. A1. Carbon Content of Aboveground Plant Biomass of functional groups per dry weight in control and warmed plots (n = 5) after 5 years. Bars are means with standard error.

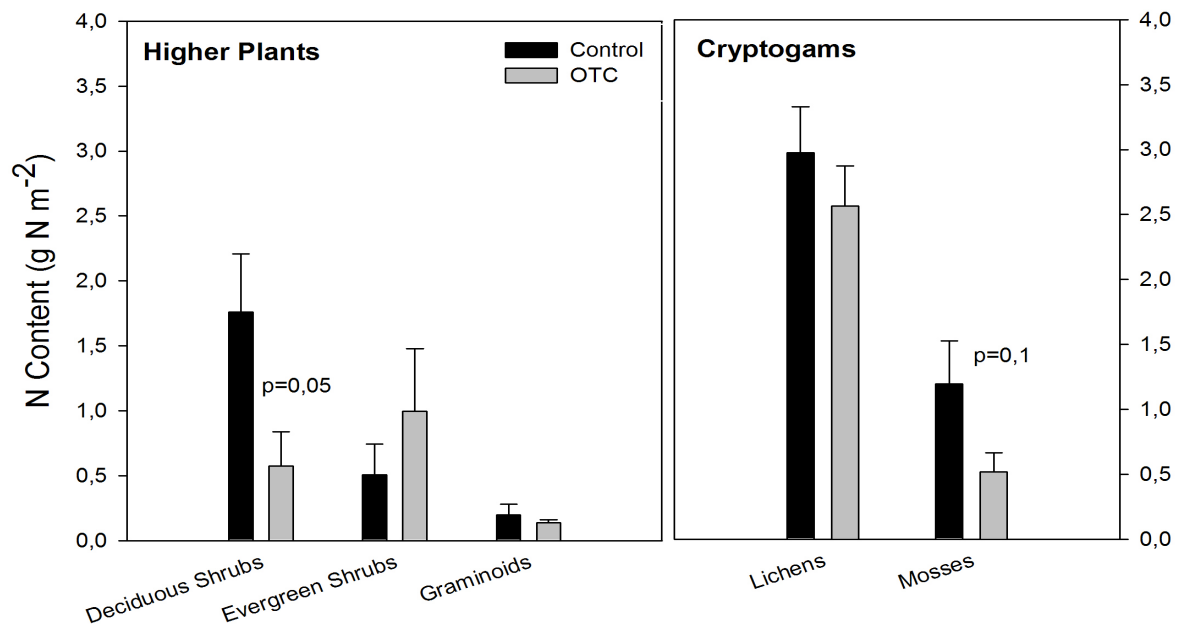


Fig.A3. Nitrogen Content of Aboveground Plant Biomass of functional groups per m² ground area in control and warmed plots (n = 5) after 5 years. Bars are means + SE.

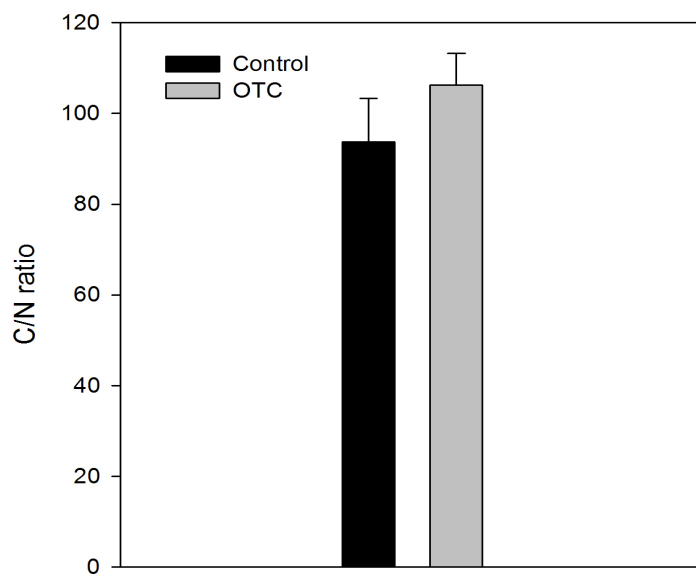


Fig.A4. C/N ratios of Total Aboveground Plant Biomass in control and warmed plots (n = 5) after 5 years. Values are means with standard error.

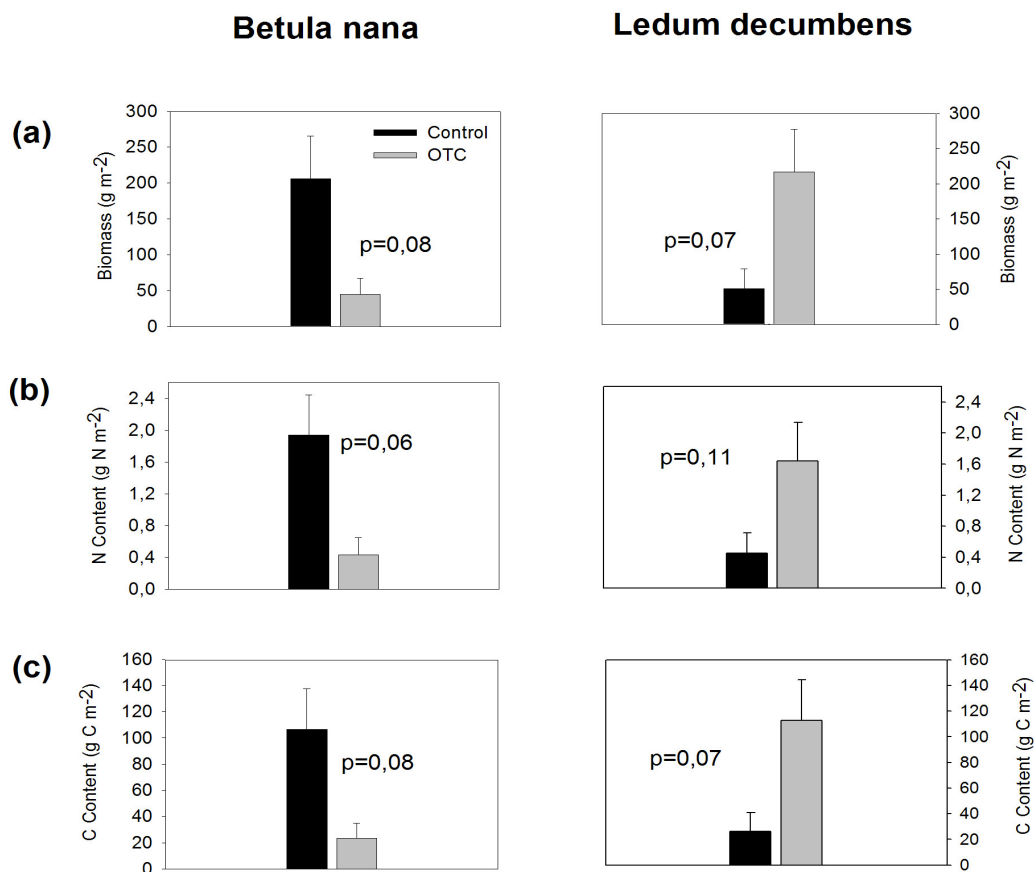


Fig.A5. Data of (a) Biomass, (b) Nitrogen as well as (c) Carbon content of most responsive plant species *Betula nana* (deciduous shrub) and *Ledum decumbens* (evergreen shrub) in control and warmed plots (n = 5) after 5 years. Values are means with standard error.

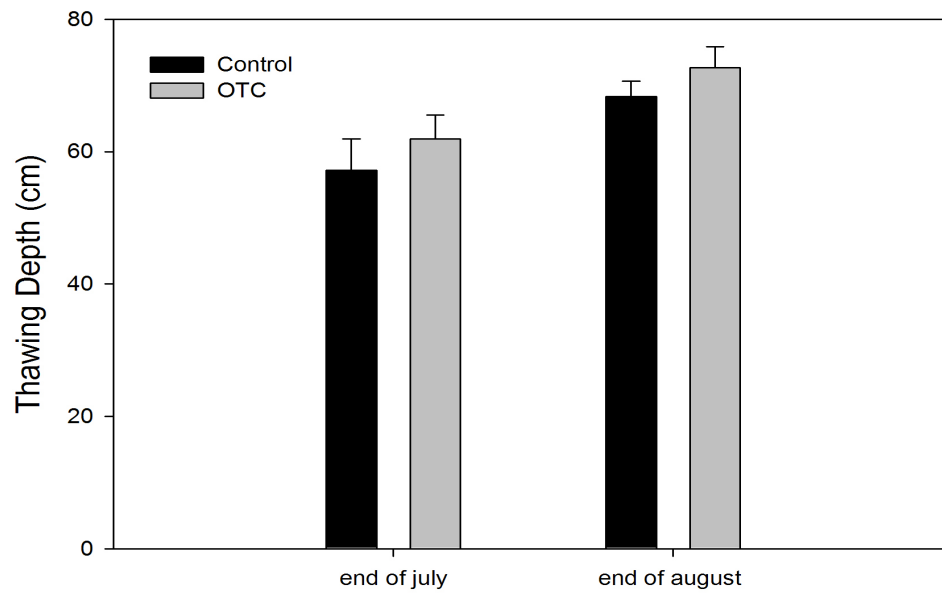


Fig.A6. Thawing Depth of Permafrost in control and warmed plots (n = 5) in the end of July and in the end of August after 5 years. Values are means + SE.

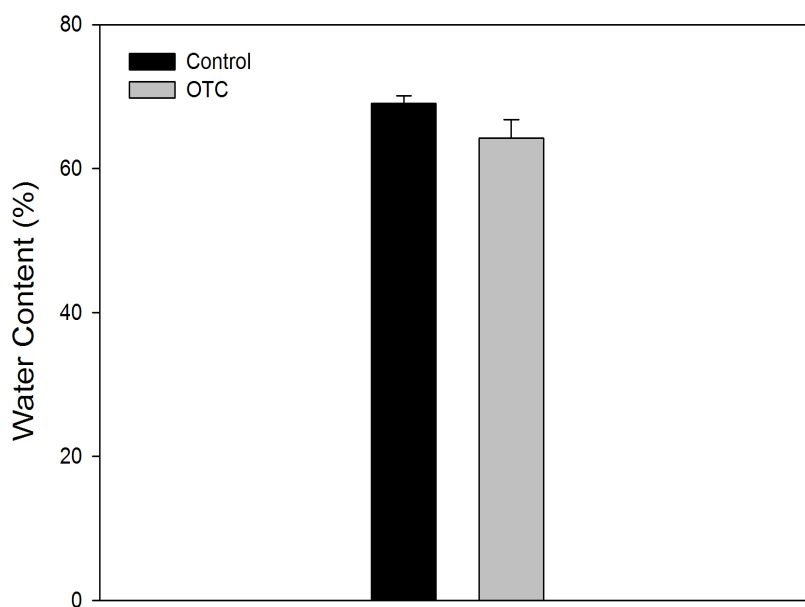


Fig.A7. Soil Water Content of control and warmed plots (n = 5) after 5 years in percent. Bars are means + SE.

Table 1A:

Effects of 5 years warming by means of "open top chambers" (OTCs) on nutrient contents per gram dry weight and their ratio

*** p<0,01 ** p<0,05 *p<0,1

Species	Tissue	N			C		C/N	
		Control (mg g ⁻¹)	OTC (mg g ⁻¹)		Control (mg g ⁻¹)	OTC (mg g ⁻¹)	Control	OTC
Deciduous Shrubs								
<i>Betula nana</i>	leaves	18,9	16,8		496,7	506,1 *	26,9	30,1
	stems	8,43	8,16		527,7	525,1	64,0	64,5
	average	10,2	9,46		521,4	522,6	53,0	55,4
<i>Salix phylicifolia</i> ₁₎	leaves	14,6	11,5		472,8	483,2	32,4	41,9
	stems	8,25	5,23		484,9	494,0	58,8	94,4
	average	10,5	6,59		480,6	491,6	45,6	74,6
<i>Vaccinium uliginosum</i>	leaves	16,8	15,2		491,1	613,0	30,1	40,7 *
	stems	7,70	7,47		492,8	507,1	64,1	68,1
	average	9,62	8,49 *		492,2	517,5	51,3	61,0 ***
Evergreen Shrubs								
<i>Ledum decumbens</i>	leaves	13,5	10,5 *		521,2	526,5	39,1	50,1 **
	stems	6,39	5,87		509,9	517,4	83,2	88,4
	average	8,84	7,37		514,1	519,9	60,4	70,8
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	leaves	8,56	6,63 **		498,8	484,5	58,8	73,6 **
	stems	6,58	6,92		483,3	487,1	73,6	70,6
	average	8,00	6,73 *		494,0	485,9	62,2	72,6 *
Graminoids								
<i>Calamagrostis lapponica</i>	green leaves	12,8	12,6		414,9	419,3	34,4	33,6
<i>Carex ensifolia</i>	green leaves	14,0	15,2		437,1	443,9	31,9	29,4
<i>Eriophorum vaginatum</i> ₁₎	green leaves	10,3	4,73		424,4	384,2	41,0	81,2
Higher Plants (total)	average	9,84	8,48		505,2	514,5	52,2	61,3 *
Cryptogams								
<i>Lichens</i>	average	3,45	2,97		430,0	425,3 **	134,9	144,6
<i>Mosses</i>	average	7,63	8,03		442,6	437,3	60,5	55,5
Cryptogams (total)	average	3,91	3,34		432,1	426,5 **	115,7	129,5
Aboveground Biomass (total)	average	4,98	4,24		446,4	442,3	93,8	106,2
Roots	average	8,03	6,38		449,3	417,2	45,1	47,7
Total Biomass	average	6,84	5,07 *		453,2	423,4	67,0	83,5 **
Dead material								
<i>DSBM</i>	average	6,58	5,82		422,4	418,7	66,1	74,8
<i>Litter</i>	average	10,0	8,37		525,4	478,9	54,0	58,1
<i>Dead Lichens + Mosses</i>	average	5,72	5,65		425,1	421,9	77,8	76,1

₁₎ for *Salix phylicifolia* and *Eriophorum vaginatum* no significances could be calculated as there are too less data available

Mein herzlichster Dank gilt.....

.....an aller erster Stelle meiner Familie. Meinen Eltern, die mir bei der Wahl meines Studiums freie Wahl ließen und mir bis zuletzt seelische sowie finanzielle Unterstützung boten. Und meinem Bruder Paul, der mich immer wieder auf den Boden der Tatsachen zurückholte, wenn ich zu pessimistisch wurde.

Ein großes Dankeschön geht an Professor Andreas Richter für die wissenschaftliche Betreuung, Geduld und das Vertrauen für das Abenteuer Sibirien die Richtige zu sein, und an Professor Gert Bachmann und seinen allzeit offenen Ohren für nicht wenige Statistik- und EDV-Probleme.

Großer Dank gebührt auch meinem Team – „der Biomass-Gang“. Stefan, dem Scanman und Feschkoch danke ich vielmals с маком. Sveta, der Sveta-forcast с творогом. Und Hildegard, dem Extrem-Hasen, die bis zuletzt nicht müde wurde mir einige Fragen immer und immer wieder zu erklären, danke ich с очень вкусный блинчиками с красной икрой.

большие спасибо an das russische Team, vor allem an Pavel Barsukov und Olga Rusalimova für die perfekte Organisation und die liebevolle Unterstützung vor Ort. Durch sie durfte ich ein Stückchen warmherziges Sibirien kennen und lieben lernen.

Natürlich bedanke ich mich auch bei all meinen MitstudentInnen und FreundInnen. Vorallem bei meiner WG und der Kletterclique, die für nötige Zerstreuung und Abwechslung im Diplomandinnenalltag sorgten, für das gute Arbeitsklima und die gegenseitige Motivierung und Hilfestellung der „alten Masse“ und bei meinem Freund Matthias, der trotz all meiner Hochs und Tiefs immer zu mir gehalten hat.

Auch der Universität Wien bin ich zu großem Dank verpflichtet. Durch die finanzielle Unterstützung wurde dieses Forschungsprojekt erst möglich gemacht.

Danke euch allen. Ohne euch wäre die Fertigstellung dieser Arbeit wesentlich schwieriger gewesen.

CURRICULUM VITAE

Persönliche Daten

Name	Maria Antonia Niel
Geburtsdatum	11. Oktober 1981
Geburtsort	Waidhofen a. d. Ybbs

Schul Ausbildung

1989-1992	Volksschule Seitenstetten
1992-2000	Öffentliches Stiftsgymnasium Seitenstetten
Juni 2000	Maturaabschluss

Universitäre Ausbildung

Oktober 2000	Beginn des Studiums der Biologie an der Universität Wien
April 2003	Abschluss des ersten Studienabschnittes Biologie, Inskription des Studienzweiges Ökologie
August 2004- Juli 2005	Auslandsaufenthalt als Erasmusstudent in Bergen, Norwegen
Juli 2006	Beginn der Diplomarbeit am Institut Chemische Ökologie und Ökosystemforschung
Juli- September 2006	Freilandarbeit für die Diplomarbeit in Sibirien

Berufliche Weiterbildung

März 2003- Mai 2004	Lehrgang für Outdoor-Aktivitäten am Institut für Freizeitpädagogik Wien
März – Juli 2007	Ausbildungslehrgang Modul 1 bis 3 „Sportklettern“, PI Wien